UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

WASSERAPPARATE DER GEFÄSSPFLANZEN.

Inaugural-Dissertation

der

Hohen Philosophischen Facultät der Universität Marburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Otto Spanjer
aus Haltern (Westfalen).

ACAD. LUGD BAT. BIBL.

Mit einer Tafel.

Marburg 1898.

Von der hohen philosophischen Facultät angenommen am 23. October 1897.

Seiner lieben Mutter

in Liebe und Dankbarkeit gewidmet

vom

Verfasser.

Lebenslauf.

Verfasser ist am 26. April 1870 in Haltern (in Westfalen) geboren, ev.-luth. Confession. Vom April 1880 bis April 1888 besuchte selbiger das königl. Gymnasium zu Meldorf (Holstein). Nunmehr sich der Apothekerlaufbahn widmend, bezog er nach weiteren 6 Jahren im Sommersemester 1894 die Universität Marburg, wo er das pharmaceutische Staatsexamen im Wintersemester 1895/96 bestand. Darauf beschäftigte er sich ein Semester mit dem Studium der Untersuchung der Nahrungsmittel und arbeitete noch drei weitere Semester in dem botanischen Institut der Universität. Am 28. Oct. 1897 bestand er das examen rigorosum bei der hohen philosophischen Facultät der Universität Marburg.

Autoren-Verzeichniss.

Bjerkander, Abhandlungen der königl. schwedischen Academie der Wissenschaften. 1773. Bd. XXXV.

A. Burgerstein, ref. Botan. Centralblatt. 40. Bd. S. 355. Materialien zu einer Monographie betr. die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen. (Aus: Verhandlungen der k. k. zoolog.-botan. Gesellschaft. Wien. Theil I. 1887. S. 691—782. Theil II. 1889. S. 399—464.)

A. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877.

A. de Bary, ref. Botan. Ztg. 1869. S. 883.

J. Böhm, Ueber die Ursachen des Saftsteigens in den Pflanzen. (Sitzungsberichte der Wiener Acad. der Wissenschaften, mathem.-naturw. Classe. 1863. Bd. XLVIII. I. Abth.

W. Gardiner, On the Physiological Significance of Water plants and Nectaries. Bot. Ztg. 1884. S. 495.

K. Göbel, Ueber die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathraea. (Flora 1897. Bd. 83. Heft 3. S. 444—453.)

G. Haberlandt, I. Ueber Bau und Function der Hydathoden. (Bericht der deutsch. bot. Gesellschaft. 1894. S. 367—78.)

G. Haberlandt, II. Ueber Wasser secernirende und absorbirende Organe. (Sitzungsbericht der k. Academie der Wissensch. Wien 1894. Abth. I. Bd. CIII. S. 489—538.)

G. Haberlandt, III. Wie das vorige. 1895. Abth. II. Bd. CIV. S. 55—116.

G. Haberlandt, IV. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 1897. Bd. XXX. Heft 4. S. 511—528

A. Horwath, Beiträge über die Lehre der Wurzelkraft. Strassburg 1877.

L. Jost, Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Botan. Ztg. 1887. S. 604.

H. Krämer, *Viola tricolor* in morphologischer, anatomischer und biologischer Beziehung. Marburg 1897.

J. W. Moll, Ueber Tropfenausscheidung und Injection des Blattes. Bot. Ztg. 1883. S. 49—55.

A. Meyer, Wissenschaftliche Drogenkunde. 1891. Bd. 1. S. 110—112.

A. Nestler, Kritische Untersuchungen über die sogen. Wasserspalten. (Nova acta d. Kais. Leop. Carol. deutschen Academie der Naturforscher. 1894. Bd. LXIV. Nr. 3. S. 143—176.)

A. Nestler, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Sitzungsber. der k. Academie der Wissenschaften. Wien. Bd. CV. Abth. 1. 1896. S. 521—551.

W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 1881. Bd. 1. S. 172—176.

H. Potonié, Sitzungsberichte der naturforschenden Freunde. Berlin 1892. Ueber die den Wasserspalten physiologisch entsprechenden Organe bei fossilen und recenten Farnarten.

E. Strasburger, Ueber den Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

J. Sachs, Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1874. IV. Auflage. S. 646—662.

J. Sachs, Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. S. 242.

E. Stahl, Ueber Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Ztg. 1897. I. Abth. S. 71—109.

G. Volkens, Ueber Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. (Jahrbuch des kgl. bot. Gartens und des botan. Museums zu Berlin. 1883. Bd. II. S. 166—209.)

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554035_0077

Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefässpflanzen.

Von

Otto Spanjer.

Hierzu eine Tafel.

Das Fehlen einer systematischen und von einer exacten morphologischen Fragestellung ausgehenden Bearbeitung der Anatomie der Wasserapparate der für uns zugänglichen Pflanzenfamilien, und die Zweifel, welche noch bezüglich der Physiologie der untersuchten Wasserapparate (Hydathoden) bestanden, bestimmten Herrn Professor Arthur Meyer, mich zu der vorliegenden Arbeit zu veranlassen.

Er stellte mir zuerst die Aufgabe, die »Wasserapparate«, vorzüglich die »Wasserspaltenapparate« der Angiospermen nach bestimmten Gesichtspunkten genau anatomisch zu untersuchen und zu versuchen, ob sich nicht eine Reihe von anatomisch verschiedenartigen Typen dieser Apparate aufstellen liessen. Von den verschiedenartigen Typen sollte je eine Species physiologisch untersucht werden, um zu entscheiden, ob der verschiedenartigen Morphologie auch eine verschiedene Art der Mechanik und Leistung entspräche.

Wie das Folgende zeigt, ergab die von mir, unter Leitung des Herrn Prof. Meyer angestellte Untersuchung das Resultat, dass die Wasserapparate der Angiospermen anatomisch durchaus nicht alle principiell gleich gebaut sind, aber alle darin übereinstimmen, dass die Tracheen, aus denen das Wasser austritt, direct an Intercellularen grenzen, welche zu den Wasserspalten führen. Die physiologischen Versuche ergaben auch, dass lebende Zellen, nach Art der Drüsenzellen, bei dieser Wasserausscheidung nicht mitwirken, und dass die von Haberlandt angenommenen drüsigen »Hydathoden« nicht zu den Wasserapparaten gerechnet werden können, sondern, soweit sie untersucht wurden, zu den nur einmal schleimenden normalen Drüsen gehören. Die für die Farne bekannten Wasserapparate wichen von denen der Angiospermen durchaus ab.

Da es Herrn Prof. Meyer von Bedeutung für die Lösung der Frage nach dem Nutzen der Wasserapparate für die Pflanzen zu sein schien, zu wissen, welche Pflanzenfamilien thatsächlich unter keinen Umständen Wasser aus den Blättern austreten lassen, habe ich noch eine Reihe von Pflanzen auf die Wasserausscheidung hin untersucht und

im Abschnitt A dieser Arbeit zusammengestellt, jedoch ist die Untersuchung noch nicht weitgehend genug, um mit zur Lösung der Frage benutzt werden zu können.

Interessant erscheint das Fehlen der Wasserausscheidung bei vielen Bäumen; vielleicht fehlt sie dort oft, weil bei höheren Bäumen die Transpiration auch in der Nacht noch eine relativ grosse ist.

A.

Vorkommen der Wasserausscheidung bei den Gefässpflanzen.

Es ist eine leicht zu beobachtende Thatsache, dass jeden Morgen bestimmte Stellen unserer Pflanzen, namentlich die Oberseite der Blattzähne mit charakteristischen Wassertropfen bedeckt sind. Entweder tritt das Wasser durch Spalten (Wasserspaltenapparate) oder Risse aus (bei den älteren Gramineenblättern), oder es passirt die Epidermis, ohne dass Austrittsöffnungen zu constatiren sind (Filicineen). Früher führte man diese eigenthümliche Erscheinung auf Thaubildung zurück. Muschenbrock und Bjerkander lieferten jedoch den Beweis mittelst ihrer unter einer feuchten Glocke ausgeführten Versuche, dass diese Tropfen nicht aus Thau beständen, sondern von den Pflanzen selbst secernirt würden. Beschäftigt man sich eingehender mit dieser Erscheinung, so ist es sehr leicht, ohne Weiteres Thautropfen von secernirten zu unterscheiden, da letztere eine ziemlich regelmässige Anordnung und relativ gleiche Grösse zeigen, erstere dagegen völlig unregelmässig angeordnet sind. Eine längst bekannte Thatsache ist es, dass die Tropfenausscheidung bei schlechten Transpirationsbedingungen und feuchtem Boden eintritt. Somit darf es uns nicht wundern, dass die Tropfenausscheidung uns gerade am Morgen am meisten ins Auge fällt.

In dem Folgenden will ich die Familien der Gefässpflanzen und ihre Vertreter aufführen, bei denen überhaupt Wasserausscheidung in flüssiger Form beobachtet worden ist.

Pteridophyta: Rosanoff ref. B.[1]) S. 27; H.I S. 374; H.III S. 55—57; de Bary S. 389; Mettenius ref. B. S. 16. *Polypodium fracinifolium, nigrescens, aureum. Aspidium-* und *Nephrolepis*-Arten, *Blechnum*, *Woodwardia aspera*, *Asplenium*-Arten. **Equisetales:** Bjerkander, 1873 ref. B., S. 8; Robert, ref. B. S. 42; Volkens, S. 207. *Equisetum arvense, fluviatile, limosum.* **Alismaceae:** Volkens, S. 206. *Alisma Plantago.* **Gramineae:** Prevost, ref. B. S. 8; Graf, ref. B. S. 13; Barthélemy, ref. B. S. 37; Robert, ref. B. S. 42; Volkens, S. 206—207; H.III, S. 87—90; Nestler, 1896, S. 544—545; de Bary, 1877, S. 56. *Bambusa mitis*, *Triticum*-Arten, *Secale cereale*, *Avena sativa*, *Zea Mays.* **Araceae:** Muntingh, ref. B. S. 5; Schmidt, ref. B. S. 11; Habenicht, ref. B. S. 10—11; Gärtner, ref. B. S. 14; Mettenius, ref. B. S. 16; Unger, ref. B. S. 18; Duchartre, ref. B. S. 19; Musset, ref. B. S. 26; Rosanoff, ref. B. S. 27; Ramerj, ref. B. S. 39;

---

[1]) B. = Burgerstein.
H.I = Haberlandt, 1894, Berichte der deutschen botan. Gesellschaft.
H.II = Haberlandt, 1894, Sitzber. d. k. Acad. d. Wissensch.
H.III = Haberlandt, 1895.

de Bary, 1877, S. 55; Langer, ref. B. S. 63; Volkens, S. 166—167. *Arum Colocasia, Calla aethiopica, Arum peltatum, Richardia aethiopica, Colocasia antiquorum, esculenta, Amorphophallus Rivieri, Caladium odorum, esculentum, Calla palustris, Remusatia vivipara.* **Tradescantieae:** Nestler, 1896, S. 540—542. *Tradescantia viridis.* **Liliaceae:** Nestler, 1896, S. 542—544. *Agapanthus umbellatus.* **Cannaceae:** Gärtner, ref. B. S. 14. *Canna indica, latifolia, angustifolia.* **Piperaceae:** H.II, S. 521—528. *Peperomia exigua, scandens, Piper nigrum, Charica officinarum, Piper plantagineum.* **Ulmaceae:** Moll, S. 52. *Ulmus campestris.* **Moraceae:** H.II, S. 532—534; de Bary, S. 57; H.III, S. 58—70. *Artocarpus integrifolia, polyhemos, Ficus*-Arten, *Conocephalus ovatus, ellipticus, suaveolens.* **Urticaceae:** Volkens, S. 205; H.III, S. 70. *Pilea elegans, Urtica ureus, dioica.* **Polygonaceae:** Volkens, S. 205. *Polygonum cuspidatum, Bistorta mite, Rhaponticum pulchrum.* **Chenopodiaceae:** Volkens, S. 205. *Chenopodium album, Beta vulgaris, Atriplex* spec. **Phytolaccaceae:** Moll, S. 51. *Phytolacea*-Arten. **Caryophyllaceae:** de Bary, S. 56; Volkens, S. 192. *Cerastium glabratum, Stellaria media, Malachium aquaticum.* **Ranunculaceae:** de Bary, S. 55—56; Volkens, S. 188—190; Nestler, 1896, S. 534—535; Nestler, S. 538—539. *Helleborus niger, lividescans, Ranunculus auricomus, lanuginosus, Aconitum-* und *Delphinium*-Arten, *Thalictrum majus, flavum, Anemone japonica, Caltha palustris, Actaea spicata, Aquilegia vulgaris, Eranthis hiemalis.* **Menispermaceae:** H.I, S. 369; H.II, S. 504—509. *Anamirta cocculus.* **Papaveraceae:** Graf, ref. B. S. 13; de Bary, S. 56; Volkens, S. 190 bis 191; Nestler, 1896, S. 537—539. *Eschscholtzia californica, Popaver somniferum, Rhoeas orientale, Chelidonium majus, Corydalis-* und *Fumaria*-Arten. **Cruciferae:** Graf, ref. B., S. 13; de Bary, S. 56; Volkens, S. 191; Kraus, ref. B., S. 56. *Brassica oleracea* var. *sabauda, Nasturtium amphibium, Alliasia officinalis.* **Crassulaceae:** Moll, S. 41; Langer, ref. B., S. 63; de Bary, S. 56—57; Volkens, S. 197; Nestler, S. 528—531. *Crassula lactea, portulacea, arborescens, cultrata, tetragona, cordata, perforata, ericoides, lycopodioides, spathulata, Bryophyllum calycinum, Sempervivum.* **Saxifragaeae:** Moll, S. 51; de Bary, S. 55—57; Volkens, S. 198—200. *Saxifraga*-Arten, *Hoteia japonica, Heuchera*-Arten. **Escallonioideae:** de Bary, S. 56. *Escallonia* spec. **Ribesioideae:** de Bary, S. 55; Volkens, S. 198. *Ribes*-Arten. **Platanaceae:** de Bary, S. 56; Moll, S. 52. *Platanus occidentalis.* **Rosaceae:** Bjerkander, ref. B., S. 8; Graf, ref. B., S. 13; de Bary, S. 56; Volkens, S. 194—195. *Geum*-Arten, *Alchemilla, Waldsteinia, Rubus saxatilis,* Arten von *Fragaria, Comarum palustre, Potentilla*-Arten, *Sanguisorba, Poterium sanguineum.* **Leguminosae:** Moll, S. 51; H.II, S. 509—518; H.I, S. 369—370; H.III, S. 90 bis 92; Nestler, S. 545—548. *Macharium oblongifolium, Phaseolus multiflorus, Vicia sepium.* **Geraniaceae:** de Bary, S. 56; Volkens, S. 193. *Geranium macrorrhizum, pusillum, Robertianum, pyrenaicum, collinum.* **Oxalideae:** Volkens, *Oxalis tetraphylla.* **Tropaeolaceae:** Rosanoff, ref. B., S. 27; de Bary, S. 55—56; Volkens, S. 193—194; Nestler, S. 535—536. *Tropaeolum majus, Lobbianum.* **Euphorbiaceae:** Nestler, S. 539—540. *Ricinus communis.* **Callitrichaceae:** de Bary, S. 56; Volkens, S. 196. *Callitriche verna, autumnalis.* **Hippocrateaceae:** H.II, S. 497. *Salacia*-Arten. **Icacinaceae:** H.I, S. 368; H.II, S. 498—503. *Gonocaryum pyriforme.* **Balsaminaceae:** Moll, S. 51; Graf, ref. B., S. 13. *Impatiens Noli tangere, Balsamina.* **Vitaceae:** Treviranus, ref. B., S. 11, Volkens, S. 193. *Vitis*-Arten. **Begoniaceae:** Moll, S. 51. *Begonia*-Arten. **Violaceae:** Volkens, S. 191—192. *Viola odorata.* **Hypericoideae:** Volkens, S. 193. *Hypericum perforatum, tetrapterum.* **Lythraceae:** Volkens, S. 196. *Lythrum Salicaria.* **Hippureae:** Volkens, S. 195. *Hippuris vulgaris.* **Oenotheraceae:** Graf, ref. B., S. 13; de Bary, S. 55; Volkens, S. 195—196; H.III, S. 70—87; Nestler, S. 535. *Fuchsia gloaosa, Epilobium-*

Arten, Arten von *Oenothera biennis* etc., *Circaea*-Arten. **Araliaceae:** de Bary, S. 56. *Aralia racemosa.* **Umbelliferae:** de Bary, S. 55—56; Volkens, S. 200. *Sanicula europaea, Astrantia major, Eryngium planum, Aegopodium podagracia, Sium sisarum, Archangelica officinalis, Daucus carota, Chaerophyllum tremulum, Hydrocotyle*-Arten, *Heracleum Sphondilium, flavescens, Tommasinia verticillata.* **Cornaceae:** Nestler, S. 531—534. *Aucuba japonica, Benthamia fragifera.* **Primulaceae:** de Bary, S. 55; Volkens, S. 204; Nestler, S. 537—538. *Primula, Soldanella Clusii, Cyclamen hederifolium, Hottonia palustris, Lysimachia nummularia.* **Gentianaceae:** Volkens, S. 202. *Menyanthes trifoliata.* **Labiatae:** de Bary, S. 56; Volkens, S. 204. *Lycopus exalta, Mentha*-Arten, *Salvia biennis, Melissa officinalis, Glechoma hederacea, Galeopsis pubescens, Stachys silvatica, Betonica officinalis, Leonurus cardiaca, Brunella vulgaris.* **Scrophularinaceae:** Graf, ref. B., S. 13, Volkens, S. 203—204; Nestler, S. 536. *Digitalis lutea, Linaria cymbalaria, Mimulus moschatus, Veronica.* **Bignoniaceae:** H. II, S. 528—532. *Bignonia brasiliensis.* **Rubiaceae:** de Bary, S. 56; Volkens, S. 200—201. *Asperula odorata, Galium Mollugo, uliginosum, palustre, Rubia tinctorium.* **Caprifoliaceae:** de Bary, S. 55. *Sambucus nigra.* **Valerianaceae:** de Bary, S. 55—56, Volkens, S. 201. *Valeriana sambucifolia, Phu.* **Dipsaceae:** Volkens, S. 20—26. *Dipsacus Fullonum.* **Cucurbitaceae:** Mariotte, ref. B., S. 6; Volkens, S. 197. *Cucurbita Pepo, Cucumis sativus, Sicyos* **Campanulaceae:** Volkens, S. 202. *Campanula carpatica.* **Compositae:** Hartig, ref. B., S. 16; de Bary, S. 55—56; Volkens, S. 201 bis 202; Nestler, S. 539—540. *Leontodon taraxacum, Doronicum, Crepis sibirica, Hieracium, Eupatorium verticillatum, Senecio vulgaris, Petasites, Silphium Rudbeckia, Heliopsis scabra, Galinsoga parviflora, Bidens tripartitus, Pyrethrum carneum, Lactuca muralis, Lampsana communis, Pilosella.*

Ausser diesen Familien, welche Wasserausscheidung in grösserem oder geringem Maasse zeigen, giebt es eine Reihe von Familien, bei denen diese Erscheinung bisher nicht beobachtet werden konnte. Volkens führt folgende Familien an (S. 192—194): Resedaceae, Linaceae, Malvaceae, Papilionatae, Silenaceae. Hinsichtlich der Papilionatae existiren in der Litteratur auch gegentheilige Angaben. So giebt Haberlandt (1894, S. 369 bis 370) an, dass *Machaerium oblongifolium* beiderseits mit steifen Haaren bedeckt ist, die als Hydathoden fungiren, ebenso soll nach demselben bei *Phaseolus multiflorus* namentlich die Unterseite mit gekrümmten, plasmareichen Keulenhaaren bedeckt sein, die als Hydathoden fungiren. Bei *Vicia sepium* (Haberlandt, 1895, S. 90—92) übernehmen in jungen Stadien kurze Keulenhaare auf der Oberseite die Wasserausscheidung, im älteren Stadium sind es die Luftspalten. Nestler (S. 547) giebt zu, dass die Papilionatae liquide Wasserausscheidung zeigen, bestreitet aber, dass das Wasser die von Haberlandt angeführten Trichome passirt, sondern vermuthet, dass die Spaltöffnungen es sind, welche das Wasser nach Aussen passiren lassen. Ebenso bemerkte Noll bei seinen Druckversuchen liquide Ausscheidung auf der Ober- und Unterseite der Blätter von *Phaseolus multiflorus.*

Bei den Silenaceen habe ich andere Beobachtungen gemacht. *Dianthus Sequieri* und *Silene caryophyllata* scheiden reichliche Mengen Wasser aus. Diesen schliesst sich die zu den Alsinaceen gehörige *Arenaria graminifolia* bezüglich der Wasserausscheidung an.

Von den Familien, welche auf ihre Wasserausscheidung hin noch nicht untersucht worden sind, habe ich noch die folgenden untersucht:

Es schieden kein Wasser aus: **Ericaceen:** *Erica vulgaris, capensis, Callerna tetralix.* **Euphorbiaceen:** *Phyllanthus pallidifolia* (syn. *Reida glaucescens*). **Coniferae:**

Taxus baccata. *Sciedopytis verticillata*, *Cephalotaxus pedunculata*, *Gingko biloba*. **Plantaginales:** *Plantago major*. **Rutaceae:** *Ruta graveolus*.

Es schieden Wasser aus: **Cyrtandraceae:** *Aeschinanthus pulcher*. **Datisceae:** *Datisca cannabina*. **Berberideae:** *Podophyllum peltatum*, *Emodi*. **Orchidaceae:** *Orchis maculata*. **Verbenaceae:** *Verbena officinalis*. **Lobeliaceae:** *Lobelia syphilitica*. **Sapindaceae:** *Cardiospermum Halicacabum*. **Hydrophyllaceae:** *Whitlaria grandiflora*, *Nemophila maculata*, *Hydrophyllum canadense*.

Die Wasserspaltenapparate einiger Laubbäume.

Die von mir untersuchten Laubbäume zeigten eine von den Krautgewächsen sehr abweichendes Verhalten bezüglich der Wasserausscheidung. Wie schon angeführt, scheiden die meisten unserer Kräuter reichlich Wasser an den Blattzähnen aus, dagegen ist eine derartige Ausscheidung selten an den Blattzähnen der Laubbäume.

Die später angeführten Ausscheidungen wurden erzielt durch Einpressen von Wasser mit 20 cm Hg-Druck bei 20° C.

Je nach den anatomischen Eigenschaften und dem denselben entsprechenden physiologischen Verhalten lassen sich drei Reihen unterscheiden.

I. Die Blattzähne besitzen keine typischen Wasserspalten, scheiden bei angegebenen Bedingungen kein Wasser aus und erleiden dabei Infiltration. *Aesculus Hippocastanus*, *Quercus Robur*, *Fagus silvatica*, *Virgilia lutea*.

Die Blattzähne tragen Wasserspalten, scheiden bei angegebenen Bedingungen kein oder nur an einem Theil der Zähne Wasser aus. Das Mesophyll wird mehr oder weniger infiltrirt. *Ulmus campestris*, *Carpinus Betulus*.

II. Die Blattzähne besitzen Wasserspalten und scheiden Wasser aus, ohne dass das Mesophyll infiltrirt wird. *Pterocarya caucasica* mit 4—5 Spalten, *Hamamelis virginica*.

Die Zahl der Wasserspalten bei der letzteren Pflanze habe ich nicht festgestellt, weil die Ausscheidungsstelle dicht mit sternförmig verästelten Haaren besetzt ist. Die beiden letztgenannten Pflanzen verhalten sich bezüglich der Wasserausscheidung genau wie die Krautgewächse. Beim Einpressen von Wasser und Farbstofflösung treten letztere an den Blattzähnen aus, ohne das Mesophyll zu infiltriren.

Die unter II. angeführten Pflanzen scheiden an einzelnen Zähnen Wasser aus, und diese besitzen Wasserspalten; andere Zähne dagegen scheiden kein Wasser aus. Letztere besitzen entweder Wasserspalten oder sind frei davon. Es spricht diese Erscheinung dafür, dass im Allgemeinen die Wasserspaltenapparate dieser Bäume reducirt und im Schwinden begriffen sind.

Ein wesentlicher Unterschied der nicht Wasser ausscheidenden Blattzähne der Bäume gegen die Wasser secernirenden Zähne der Krautgewächse besteht darin, dass das schwache Gefässbündelende des Zahnes seine Tracheiden nicht vermehrt und nicht pinsel- oder fächerförmig ausbreitet, was bei den Blattzähnen der Krautgewächse in hohem Maasse der Fall ist.

Der rudimentäre Charakter wurde mir unzweifelhaft, als ich die Blattzähne von *Carpinus Betulus* anatomisch untersuchte. Auf einzelnen Blattzähnen fand ich keine Wasserspalten, das Bündelende war nicht ausgebreitet, schwach und fest umscheidet. Andere Blattzähne trugen Wasserspalten, eine oder zwei resp. drei, höchstens vier. Theilweise waren hier die Bündel fest umschlossen, es konnte also kein Wasser austreten: theilweise öffnete sich die Bündelscheide und gestattete so dem Wasser den Austritt.

B.

Historisches über die Wasserspaltenapparate.

1. Wie wir sehen werden, erfolgt die Ausscheidung wahrscheinlich in allen aufgeführten Fällen, mit Ausnahme der Farne, durch Wasserspaltenapparate. Mit denselben werden wir uns in dem Folgenden hauptsächlich zu beschäftigen haben. Der Name Wasserspaltapparat ist analog dem von Prof. A. Meyer (1891, S. 110) angewandten Namen Spaltöffnungsapparat« gebildet.

Unter Wasserspaltenapparat wollen wir die nur aus Tracheen resp. Tracheiden bestehenden Gefässbündelenden mit den darüber liegenden, mehr oder weniger grossen Epithemschichten und den Wasserspalten selbst verstehen, die bald einzeln oder zu mehreren, häufig auch in grosser Zahl vorhanden sind. Daran knüpfen wir noch die Bedingung, dass die abgeschiedene Flüssigkeit im Wesentlichen aus Wasser bestehen muss. Selbstverständlich sind in den secernirten Flüssigkeitstropfen immer kleine Mengen organischer resp. anorganischer Substanz erhalten. Die Ausscheidung darf dabei nicht nur einmal eintreten wie bei manchen schleimenden Drüsen, sondern sie muss als druckregulirende Ausscheidung des öfteren auftreten können.

Die erste unserer Aufgaben soll sein, den anatomischen Bau dieser Wasserspaltenapparate klar zu legen. Ich beginne mit der Angabe der schon bekannten Thatsachen.

Die Wasserspaltenapparate bestehen im Allgemeinen aus folgenden Fundamentalelementen: 1. Die Leitbündelenden, soweit sie zum Wasserspaltenapparat gehören. 2. Epithemscheide des Wasserspaltenapparates. 3. Das Epithem. 4. Die Wasserhöhle. 5. Die Wasserspalten.

Diese einzelnen Bestandtheile sind uns näher bekannt geworden durch die Beschreibung von de Bary (1877, l. c. S. 390). Volkens (l. c. S. 199) lehrt als erster, dass das Epithem umscheidet sein kann. Haberlandt (1895, l. c. S. 75) zeigte uns ebenso, dass bei einzelnen Individuen das Epithem, unter welchem wir die Zellzone zu verstehen haben, in welcher die Tracheidenenden verlaufen, von einer Scheide umschlossen ist.

Was über diese Organe in der Litteratur zu finden ist, will ich in folgendem Kapitel kurz besprechen und zwar in der oben angeführten Reihenfolge. Ueber den Bau der zum Wasserspaltenapparate gehörigen Leitbündelenden finden wir in der Litteratur nur spärliche Angaben. Nach de Bary 1877, S. 389—391 zeigen dieselben von den normal im Mesophyll endenden folgende Verschiedenheiten. Er sagt zuerst: »Die meisten der unter den Wasserporen aufhörenden Leitbündelenden bestehen aus Reihen von Tracheiden, vielleicht auch Gefässen, welche gegen die Endigungsstelle hin parallel laufen, um dicht unter dieser in mehr oder minder grossen Winkeln zu divergiren und dann blind zu verlaufen.« Der Bau der Endglieder ist nach de Bary 1877, S. 386—387, ähnlich wie bei den normal im Parenchym endenden Gefässbündeln. Dieselben bestehen nur aus einer oder wenigen Reihen kurzer Tracheiden mit enger Spiralfaser- oder engmaschiger Netzfaserverdickung, manchmal mit streckenweise ganz glatter, gleichsam unfertig aussehender Wand. Dass die Enden der zum Wasserspaltenapparate gehörigen Gefässbündel nicht selten erweitert sind (de Bary, l. c. S. 389), bestätigt übrigens auch Haberlandt 1895, S. 72 für *Fuchsia*. Ausserdem giebt de Bary (S. 386) an, dass die Gefässbündel in ihren letzten Verzweigungen keine Siebröhren mehr besitzen. Die Endigungen bestehen nur aus Gefässen und zarten, gestreckten Zellen, an welchen Siebröhrenstructur zu erkennen ist. Wo und wie dieselben endigen, darüber ist in der Litteratur nichts gesagt.

Ueber die Frage, ob überall eine mit der Leitbündelscheide im Zusammenhang stehende Scheide das Epithem umgiebt, ist in der Litteratur wenig zu finden. Volkens (l. c. S. 199) erwähnt eine Scheide von 1—3 Zelllagen nur bei den Saxifrageen, für die vielen andern von ihm beschriebenen Familien lässt er die Frage offen. Haberlandt (1895, S. 75) schreibt über den anatomischen Bau von *Fuchsia* Folgendes: »Umgeben wird das ganze Epithem von einer parenchymatischen Scheide, welche bis knapp unter die Epidermis reichte und die Fortsetzung der Gefässbündelscheide bildet.« In ähnlicher Weise beschreibt er die Umscheidung des Epithems von *Gonocephalus ovatus* (1895, S. 60). Nestler spricht von keiner eigentlichen Scheide, wohl aber sagt er über *Bryophyllum calycinum* (1896, S. 529), dass das Epithem von zwei oder drei darüber lagernden Schichten scharf abgesetzt wird. Er scheint also einer fest schliessenden Scheide, da er die angegebenen Zellreihen als solche nicht benannt, keine besondere Bedeutung beizumessen.

Die aus der Blattfläche kommenden und im Blattzahn endenden Gefässbündel verlaufen meist in einer Zellzone, die anders geartet ist als das umgebende Gewebe. De Bary (1877, S. 391) beschrieb als erster diese Zellzone und führte für dieselbe den fast allgemein gebräuchlichen Ausdruck »Epithem« in die Botanik ein. Folgende Eigenschaften des Epithems führte er als charakteristisch an: »Zwischen den Tracheen stehen in nicht bestimmter Ordnung Reihen zarter, glattwandiger, längsgestreckter Zellen, die in dem Maasse zahlreicher werden, als die Tracheen zwischen ihnen aufhören oder divergiren, und welche allmählich übergehen in eine Gruppe kleiner, zarter Zellen, welche die Gefässenden bedeckt, ihrerseits von der Epidermis unmittelbar bedeckt wird. Häufig ist selbiges nichts weiter als ein kleinzelliges Parenchym (S. 392), welches einerseits übergeht in das übrige, grosszellige Parenchym des Gliedes, andererseits in die interstitialen Zellen des Bündelendes.« (Somit scheint also de Bary die Existenz einer Scheide noch nicht gekannt zu haben. In diesem typischen Epithem endigt entweder ein einzelnes Bündel oder es convergiren zwei bis mehrere, um in demselben gemeinsam zu endigen. Je nach Gestalt und Grösse der Bündelenden und Blattzähne haben diese Epitheme sehr verschiedene Form und Ausdehnung, bald sind sie kleine Körper, in anderen Fällen dagegen bestehen sie aus einer bis 1 mm breiter, vielschichtiger, kleinzelliger Parenchymmasse (de Bary, S. 393). »Die Zellen dieses Gewebes (S. 394) sind klein, rundlich oder gleichsinnig mit den Gefässelementen wenig gestreckt, mit wässrig-farblosem Inhalt und fast lückenlos mit einander verbunden.« Nach einer Zeichnung von de Bary besitzt das Epithem von *Primula sinensis* keine Intercellularräume.

Nach Volkens (1883, S. 874) stimmen, was den Sitz und den Inhalt der Epithemzellen anbetrifft, die Epithemzellen, welche sich im acumen der *Calla*-Blätter über und zwischen den Gefässenden vorfinden, vollkommen mit der Definition von de Bary überein, wesentlich anders ist dagegen die Art und Weise ihres Zusammenschlusses. Anstatt ohne Lücken aneinander zu schliessen, bilden die Zellen ein Schwammgewebe mit grossen Intercellularräumen. Obwohl nun Volkens eine grosse Zahl von Epithemen der verschiedensten Familien beschreibt, giebt er jedoch weiter nur selten die Anwesenheit von Intercellularen an, meist übergeht er diese Erscheinung gänzlich, sodass man völlig im Unklaren ist, ob Intercellularen vorhanden sind oder nicht. Bei den Onagraceen führt er (1883, S. 195) Folgendes an: »Zweifelhaft muss es bleiben, ob die Epithemzellen sich mit oder ohne Interstitien verbinden; soviel steht fest, dass etwaige, Wasser führende Zwischenräume nur als äusserst kleine, zwischen den schmalen Querwänden gesucht werden können.« Sicher gebührt ihm aber das Verdienst, dass er als erster diese Frage überhaupt ventilirte und das Vorhandensein der Intercellularen im Epithem besonders betonte, während de Bary

keinen besonderen Nachdruck auf das Vorhandensein der Intercellularen gelegt hatte; ebensowenig Nestler. Später führt auch Haberlandt einige Pflanzen an, deren Epitheme Intercellularen besitzen.

Ueber den Anschluss des trachealen Leitungssystems an die Intercellularräume des Epithems finden wir in der Litteratur nur sehr spärliche Angaben. Haberlandt ist der erste, welcher diese Frage erwähnt und für *Fuchsia* sicher feststellt, dass die Spiraltracheiden stellenweise an dieses Intercellularsystem sich anschliessen (1895, S. 71). Gleichzeitig macht er die Annahme, dass da, wo die Wasserausscheidung ein blosser Filtrationsprocess ist, die Tracheidenenden direct an das Intercellularsystem angrenzen (1895, S. 106). Er nimmt aber doch Fälle an, bei denen die Tracheen vom Epithem allseits umschlossen sind und nirgends an Intercellularen grenzen. Nestler führt nur einen Fall an, wo die Tracheen direct an das Intercellularsystem grenzen und zwar für *Agapanthus umbellatus* (1896, S. 543), und eine Zeichnung von ihm scheint zu ergeben, dass bei *Bryophyllum calycinum* die Tracheen sich an das Intercellularsystem anlegen; in der Beschreibung dieses Ausscheidungsapparates erwähnt er aber diese Thatsache nicht, scheint somit einem derartigen Anschluss keinen grossen Werth beizumessen.

Die unter den Wasserspalten liegende Wasserhöhle, welche der Athemhöhle der Luftspalten entspricht, stellt nach de Bary (1873, S. 54—55 einen mit Wasser gefüllten Intercellularraum dar, der mit den Intercellularen des Epithems in Communication steht. Nach ihm wachsen bei *Tropaeolum* die die Wasserhöhle umgebenden Zellen als grosse Papillen in dieselbe hinein. Ueber die Form und absolute Grösse der Wasserhöhlen finden wir in der Litteratur keine Angaben.

Ueber die Wasserspalten selbst ist mehr gearbeitet worden. Die Angaben darüber datiren seit de Bary (1877, S. 54), welcher als erster diese Spalten von den gewöhnlichen Luftspalten unterschied, weil erstere unter bestimmten, normalen Bedingungen als Durchtrittsstelle für abgeschiedene Wassertropfen dienen. Aus diesem Grunde führte er den Ausdruck »Wasserpore, Wasserspalte« in die Botanik ein. Folgende Eigenschaften misst selbiger diesen Spalten zu: »Dieselben sind von den Luftspalten dadurch unterschieden, dass die Spalten wenigstens zeitweise mit Wasser gefüllt sind. Sie sind ferner, soweit die Untersuchungen reichen, ausgezeichnet durch die Unbeweglichkeit der Schliesszellen, sie sind also unfähig zu selbstständiger, wechselnder Erweiterung. Für viele Fälle ist dieses ausser Zweifel, weil hier die Schliesszellen frühzeitig absterben oder völlig schwinden. Hierzu kommt endlich noch eine oft sehr beträchtliche Differenz der Gestalt und Grösse von derjenigen der Luftspalten, falls solche auf der gleichen Epidermisfläche mit ihnen vorkommen. Die Wasserspalten liegen immer dicht über den Enden von Gefässbündeln; daher meist nahe dem Blattrande auf den Zähnen und zwar meist an der Oberseite derselben; seltener an anderen Stellen der Blattfläche, einzeln oder gruppenweise, in letzterem Falle oft zwischen Epidermisstücken, welche durch besondere Form und Grösse von den übrigen unterschieden sind. Auch bei den nächst verwandten Arten ist je nach der Species das eine Mal ein einzelner Porus, das andere Mal eine Gruppe von Poren vorhanden. Je grösser ihre Zahl an einer Stelle ist, desto geringer ist durchschnittlich sowohl ihre absolute Grösse als die Grössendifferenz zwischen ihnen und den Luftspalten. Die absolute Grösse ist in extremen Fällen eine sehr beträchtliche, die für die Luftspalten vorkommenden Maxima bei weitem übertreffende. Nach ihrer Gestalt kann man unter den Wasserporen zwei extreme Formen unterscheiden, nämlich einerseits solche mit fast halbkreisförmigen Schliesszellen und immer ganz kleiner, kurzer Spalte, und andererseits solche mit sehr grosser, langer, immer weit offen anzutreffender Spalte. Von den letzteren zeigen die

grössten nicht selten das oben erwähnte frühzeitige Absterben der Schliesszellen.« Ueber die Art und Weise der Entstehung der Wasserspalten äussert sich Nestler (1894, S. 157): »Der Unterschied in der Anlage der beiden verschiedenen Spalten besteht darin, dass, bevor es bei den Wasserspalten zur Bildung der beiden Schliesszellen kommt, die Mutterzelle recht gross geworden ist, während bei den Luftspalten schon in sehr jungem Stadium die Scheidewand und der kleine Porus auftritt. Er nimmt an (S. 161), dass das in dem Holztheil der Gefässbündel infolge des Wurzeldruckes aufsteigende und aus den Spiriden austretende Wasser der Grund zur Bildung der Wasserspalten an den Secretionsstellen ist. Das liquide Wasser sammelt sich in der Wasserhöhle und wird von den Schliesszellen aufgenommen, während die benachbarten Epidermiszellen in weit geringerem Maasse beeinflusst werden. Infolge der gesteigerten und ungehemmten Turgescenz weichen die Porenzellen normal zu ihrer Trennungswand auseinander, wodurch entweder ein kreisrunder Porus entsteht oder ein solcher, welcher breiter als lang ist.« Nach demselben kommen Uebergänge von Wasserspalten zu Luftspalten häufig vor, sodass man wohl berechtigt ist, anzunehmen, dass die Anlage beider Formen dieselbe ist. Nestler (1894, S. 165) giebt an: »Häufig findet man auch solche Spalten, die sicher Wasser ausscheiden, also als Wasserspalten zu betrachten sind, die alle Einrichtungen zum Oeffnen und Schliessen besitzen.« Auch Haberlandt führt Formen an, bei denen die Schliesszellen der Wasserspalten mehr oder weniger contractil sind. Also auch die Unbeweglichkeit der Schliesszellen ist kein sicheres Merkmal für die Erkennung der Wasserspalten. Nach Volkens (S. 194) giebt es wiederum auch Wasserspalten, die viel kleiner als die Luftspalten desselben Blattes sind.

2. Nachdem ich nun im Vorstehenden die anatomischen Verhältnisse, soweit sie in der Litteratur bekannt sind, kurz beschrieben habe, so möge das kommende Kapitel dazu dienen, dass, was man über die Physiologie der Wasserspaltenapparate in der Litteratur findet, kurz zu besprechen.

De Bary (1869, S. 883) ersetzt als erster den Wurzeldruck durch künstlichen Druck und erzielt bei *Fuchsia globosa* einen Wasseraustritt wie unter normalen Umständen an lebenden Pflanzen.

Moll (1874, S. 48—54), dem die Angaben von de Bary bekannt waren, gab als Grund der Wasserausscheidung den Wurzeldruck an und sagte, dass dieser unbeschadet des Resultates durch künstlichen Druck sich ersetzen liesse. Er wandte meist 20 cm Quecksilberdruck an. Gleichzeitig ersetzte er das Wasser durch in Wasser gelöste Farbstoffe, wie den Saft der *Phytolacca*-Beeren, resp. schwache Tanninlösungen. Ueber die hauptsächlichsten Resultate seiner Untersuchungen schreibt er: »Viele der untersuchten Pflanzen zeigen beim Einpressen von Wasser Tropfenausscheidung an verschiedenen Stellen des Blattes. Viele andere Pflanzen zeigen als Folge der Wassereinpressung eine Injection der Intercellularräume des Blattes mit oder ohne Tropfenausscheidung. Bei solchen Pflanzen, deren Blätter Tropfenausscheidung und Injection zeigen können, habe ich mehrfach beobachtet, dass jüngere Blätter nur Wasser ausscheiden, ohne injicirt zu werden, während ältere Blätter derselben Pflanze entweder neben der Ausscheidung auch Injection, oder auch nur die letztere zeigen.«

Pfeffer (1881, S. 72—76) hält es für wahrscheinlich, dass der Druck, welcher die Secretion aus den Wasserspalten veranlasst, in analoger Weise zu Stande kommt wie der Blutungsdruck, während in den Nectarien die Wasserausscheidung allein von der osmotischen Wirkung der ausserhalb der Zellen befindlichen löslichen Stoffe abhänge. Er trennt also die Wasserausscheidung der Wasserspalten, welche nach ihm ein blosser Filtrations-

process zu sein scheint, von der Ausscheidung durch die Drüsen und misst also dem Epithem ebensowie seine Vorgänger keine sekretorische Bedeutung bei.

Ebenso hält Gardiner (S. 495) im Allgemeinen an dem von Sachs (1875, S. 660) aufgestellten Satz fest: »dass nämlich das durch die Wasserspalten abgeschiedene Wasser lediglich durch den Wurzeldruck hierzu gezwungen wird«. Auch er misst also dem Epithem keine drüsige Beschaffenheit bei. Er glaubt vielmehr, dass dieses nur dazu dient, bei gehemmter Transpiration und lebhafter Saugung durch die Wurzel das überschüssige Wasser durch sich passiren zu lassen. Gardiner zeigt ferner, dass Blätter von *Fuchsia globosa*, deren Zweige unter Wasser abgeschnitten sind, unter der feuchten Glocke ohne Druck Wasser auf ihren Blattzähnen absondern. Er bezeichnet als Organe dieser Absonderung Haare, die in der Nähe der Wasserspalten sitzen, und wäre somit diese Absonderung nicht identisch mit den aus Wasserspalten ausgeschiedenen Tropfen. *Impatiens* scheidet nach ihm, den eben bei *Fuchsia* geschilderten Bedingungen ausgesetzt, ebenfalls an den Zähnen Wasser aus. Auch diese Flüssigkeit kommt nach ihm nicht aus den Wasserspalten, sondern ist ein Sekret der in der Nähe der Spalten sitzenden Nectarien. Nach Haberlandt (1894, S. 377—378; 1895, S. 109) besteht die Function des Epithemgewebes bei allen Pflanzen, bei denen die Wasserausscheidung auf Druckfiltration beruht, darin, das Intercellularsystem behufs Abschluss der trachealen Leitungsbahnen dauernd mit Wasser gefüllt zu halten. Er nimmt also an, dass alle Epitheme Drüsen sind. Bei *Gonocephalus* und wahrscheinlich auch anderen Moraceen hat nach ihm die anfänglich nur unbedeutende und auf einen Nebenzweck abzielende Fähigkeit der Epitheme zur activen Wasserausscheidung eine solche Steigerung erfahren, dass sie allein es ist, durch welche nunmehr die Wasserausscheidung dieser Pflanzen zu Stande kommt. Er unterscheidet als erster zwei Formen: Einmal die, bei welcher das Wasser durch den Wurzeldruck gezwungen wird, passiv das Intercellularsystem des Epithems zu passiren, und zweitens die Form, bei der die Epithemzellen allein, als Druse wirkend, das Wasser zwingen, nach aussen auszutreten. Der Wurzeldruck wirkt nach Haberlandt dann nur als Reiz auf die Epithemzellen, der vom Plasma derselben percipirt wird. Für seine Trichomhydathoden würde, wenn dieselben wirklich die Wasserregulirung besorgten, diese Annahme der activen Wasserauspressung richtig sein, ebenso liegen die anatomischen Verhältnisse bei den Wasserapparaten der Farne. Dass Haberlandt nicht berechtigt ist, auf Grund seiner Untersuchungen den Epithemen der typischen Wasserspaltenapparate von *Gonocephalus* und anderen eine ebensolche Wirksamkeit beizumessen, werde ich später beweisen.

In jüngster Zeit hat Nestler diese Frage behandelt und stellt er sich wieder auf den Standpunkt der älteren Forscher, ohne indessen wirkliche Beweise für seine Ansicht anzuführen. Er schreibt (1896, S. 525): »Ob ein scharf differenzirtes oder ein nur schwach ausgebildetes Epithem vorhanden war, stets erwies sich in den folgenden, näher untersuchten Fällen der Vorgang der Tropfenausscheidung als eine blosse Druckfiltration, wie bei *Fuchsia*, ohne active Betheiligung irgend eines Gewebes. Wenn zwischen Wasserspalten und Endtracheiden der Gefässbündel ein aus mehr oder weniger zahlreichen kleinen Zellen bestehendes Gewebe liegt, das sehr kleine Intercellularen aufweist, so ist schon dadurch an und für sich ein besserer Abschluss der trachealen Leitungsbahnen hergestellt als bei Pflanzen ohne Epithem, ohne dass es nothwendig erscheint, diesem Gewebe noch eine active Thätigkeit zuzuschreiben.«

C.

Anatomische und physiologische Untersuchung der normalen Wasserspaltenapparate einer Reihe von besonders interessanten Pflanzenfamilien.

1.

Wasserspaltenapparate, deren Leitbündelscheide sich erweitert, geschlossen bleibt und so zur Epithemscheide wird. Epithem aus dem Parenchym der Leitbündel hervorgehend.

I. Wasserspaltenapparate mit geschlossener Scheide, deren Zellen in conc. Schwefelsäure schwerer löslich sind als das umgebende Parenchym, ohne jedoch verholzt zu sein.

I a. Epithemzellen mehr oder weniger gestreckt mit fast glatten Längswänden, welche nur in der Nähe der Tracheiden etwas gewellt sind.

Fuchsia-Typus (Fig. 1).

Die Wasserausscheidung bei dieser Familie und besonders bei *Fuchsia globosa* ist lange bekannt; doch giebt erst Haberlandt (95, S. 70—87) genauere Angaben der anatomischen Verhältnisse des Wasserspaltenapparates. Dieselben will ich aus dem Grunde noch erweitern, weil ich eine Reihe physiologischer Versuche mit dieser Pflanze vornahm.

Die Blattzähne, welche der Sitz des Wasserspaltenapparates sind, sind in jüngerem Stadium meist grünlich-weiss und färben sich später um so dunkler, je älter sie werden. Auf jedem Blattzahn befindet sich eine grosse Wasserspalte, wie de Bary schon angiebt, mit weit offen stehendem Porus. Diese Spalte liegt nicht auf der Kuppe, sondern meist etwas weiter nach der Mitte des Blattes zu auf der Oberseite des Zahnes. Diese Wasserspalte sieht man in dem aufgehellten Präparate schon mit Zuhilfenahme sehr schwacher Vergrösserung. Die Schliesszellen der Wasserspalten (Fig. I*c*) sind stark gekrümmt, der Porus also stets weit offen. Die Zahl der die Wasserspalten umgebenden Zellen, welche gewöhnlich etwas kleiner als die anderen Epidermiszellen der Oberseite sind, schwankt zwischen 10—14, während die Luftspalten (Fig. I*d*) von vier, häufig auch nur von drei Zellen umgeben sind. Beide Arten von Schliesszellen enthalten viel Chlorophyll und Stärke, weiter einen grossen Zellkern, welch letzterer trotz der Verschiedenheit in der Grösse der beiden Formen annähernd gleich gross ist. Nach Haberlandt (1895, S. 71) sind die Schliesszellen der Wasserspalten contractil. Mir gelang es jedoch selbst bei ganz jungen Blättern nicht, auf osmotischem Wege mit stark Wasser entziehenden Agentien eine Gestaltsveränderung zu erzielen, während die Luftspalten auf Zusatz von 5%iger Salpeterlösung sofort ihre Form veränderten. Angaben von anderer Seite giebt es nur insofern, als Volkens (S. 195—196) den Bau dieser Wasserspalten gleich stellt mit dem von *Oenothera biennis*, ebenfalls eine Onagracee, deren weitlumige Schliesszellen sich wenig oder gar nicht ändern auf Zusatz von Glycerin.

Nach Haberlandt (1895, S. 42) ist die unter der Spalte liegende Wasserhöhle ziemlich gross und ragen die daran grenzenden Zellen als abgerundete Papillen in dieselbe hinein. Nach meinen Untersuchungen zeigt die Wasserhöhle im Allgemeinen die in Fig. I*b*

dargestellte Form. Die Grösse der Höhle ist bei den einzelnen Spielarten der Pflanze variirend. Auf den Längsschnitten sieht man, dass eine Schicht von 6—12 entweder rundlichen oder länglichen Zellen die Höhle umgiebt.

Auf den einzelnen Blattzahn zu laufen meist drei collaterale Gefässbündel, ein starkes erster resp. zweiter Ordnung und zwei schwächere dritter oder gar vierter Ordnung, dem sich häufig noch ein anderes, weit schwächeres zugesellt. Diese convergirenden Bündel vereinigen sich im Blattzahn zu einem einzigen, starken Bündel, welches seine einzelnen, nunmehr stark vermehrten Spiraltracheiden dann weiter nach oben zu wieder divergiren lässt. Die einzelnen Gefässbündel sind vor ihrer Vereinigung von einer Scheide aus langgestreckten, parenchymatischen Zellen umschlossen. Bei der Vereinigung der drei Bündel zu einem einzigen bilden die dem Centrum der Gruppe zuliegenden Scheidenzellen wahrscheinlich Intercellularen, während die peripherischen sich fest und lückenlos aneinander schliessen, sodass nur eine Scheide gemeinsam die drei nun zu einem Bündel vereinigten Gefässstränge umgiebt. Schon vor der Vereinigung zu einem Bündel scheint der Siebtheil stark reducirt, in dem vereinigten Bündel sind keine Siebröhren mehr zu erkennen.

Ueber die Umscheidung des Epithems finden wir nur eine Angabe und zwar bei Haberlandt (1895, S. 75): »Umgeben wird das ganze Epithem von einer parenchymatischen Scheide, welche bis knapp unter die Epidermis reicht und die Fortsetzung der Gefässbündelscheiden bildet. Nach meinen Untersuchungen besteht die Scheide aus einer oder zwei Zellreihen, die sich in der Nähe der grossen Wasserhöhle an die stark verdickte Epidermis anlegen. Die Scheidenzellen des Epithems sind viel kürzer als die Scheidenzellen der Gefässbündel und werden um so kürzer, je näher sie der Wasserspalte kommen; dort erreichen sie vielleicht die Grösse von $^1/_3$ oder $^1/_4$ der Scheidenzellen der Gefässbündel. Diese Verhältnisse zeigt der Längsschnitt. Auf den Querschnitten verschiedener Regionen sieht man, dass die Scheidenzellen des Epithems weitlumiger als die der Bündel sind. Die Dicke der beiderseitigen Wandungen ist ziemlich gleich, ebenso ihr Gehalt an Chlorophyll und Stärke. Die Zellkerne sind gleich gross und annähernd gleich gestaltet. Mit Chlorzinkjod färben sich die Wandungen beider Formen gleich violett. In conc. H_2SO_4 sind die Scheidenzellen schwerer löslich als das Epithem, und die umgebenden parenchymatischen Zellen, Phloroglucin-Salzsäure und Anilinsulfate Salzsäure geben keine Färbungen. Von dem umgebenden Parenchym unterscheiden sich die Scheidenzellen noch dadurch, dass ihr Gehalt an Chlorophyll und Stärke weit geringer ist.

Ueber die Tracheiden, die im Epithem enden, sagt Haberlandt (1895, S. 72), dass dieselben nicht selten am Ende erweitert sind und stellenweise direct an verhältnissmässig etwas grössere Intercellularen anschliessen, dort sind dieselben nach ihm meist etwas ausgebuchtet, eine Erscheinung, die ich wie hier bei vielen anderen Familien zu beobachten Gelegenheit hatte. Diese Tracheiden gleichen bezüglich ihrer spiraligen Wandverdickung den Tracheen der noch freien Leitbündel. Dieselben färben sich mit Phloroglucin-Salzsäure roth. Mit Chlorzinkjod geben sie zum Theil gelbe oder bräunliche, zum Theil violette bis tiefblaue Färbungen. Auf Querschnitten höherer Regionen sieht man nur am Rande Tracheiden, nicht dagegen in der Mitte, wo sich nur noch typisches Epithem befindet. Hieraus geht also hervor, dass die Randtracheiden der Wasserspalte näher stehen als die central gelegenen. Ausser den normalen Tracheiden bemerkt man häufig im Epithem langgestreckte Elemente, deren Enden den Tracheiden gleich ausgebuchtet sind. Der Anschluss der Epithemzellen mit ihren Intercellularen an diese Elemente ist genau so, wie bei den typischen, spiralig verdickten Tracheidenenden. Somit darf man wohl

mit Recht schliessen, dass dieselben als unfertige Tracheiden anzusehen sind, zumal ihre Wandungen schwach verholzt sind (Fig. 1*a*).

Ueber das Epithem und die Verhältnisse seiner Intercellularen existiren einige Angaben. Volkens lässt bei Beschreibung des Epithems der Onagraceen diese Frage offen, Haberlandt ist der erste, der Intercellularen in demselben fand und das Epithem genauer beschreibt. Wichtig ist es, dass er angiebt, dass sich die Tracheidenenden stellenweise direct an die Intercellularen anschliessen. Diese Erscheinung tritt nun aber nicht nur stellenweise auf, sondern ist regelmässig, und schliessen alle Tracheidenenden, soweit sie im Epithem verlaufen, mit ihren unregelmässig wellig conturirten Wandungen regelmässig an Intercellularen aus (Fig. 1*e*).

Das Epithemgewebe meiner Versuchspflanze hatte eine recht grosse Ausdehnung und bestand aus zartwandigen Zellen, deren Wand sich leicht in Schwefelsäure löste, leichter als die der umgebenden Scheidenzellen. Mit Chlorzinkjod quellen die Epithemzellen stark auf und färben sich sofort violett. Nach Haberlandt (1895, S. 73) sind die der Wasserhöhle angrenzenden Membranen der äussersten Epithemzellen etwas verdickt, ohne jedoch cutinisirt zu sein. Bei meinen Objecten war ausser der starken Verdickung noch eine schwache Cuticula aufgelagert. Mit Schwefelsäure behandelt, löst sich die äusserste Schicht nicht, in Chromsäure löst sich diese Schicht erst nach sehr langer Einwirkung. Ausserdem färbt sich der äusserste Theil der Wandung dieser Zellen mit Chlorzinkjod schwach gelb; doch ist hier die Cuticula viel dünner als bei den benachbarten Epidermiszellen. Auch die Zellen, welche direct unterhalb der eben besprochenen liegen, sind stärker verdickt als das übrige Epithemgewebe. Die Form der Epithemzellen ist von Haberlandt (1895, S. 72 genügend besprochen worden; ich verweise auf meine Zeichnung. Jedoch muss ich bemerken, dass die Epithemzellen bei den einzelnen Spielarten von *Fuchsia globosa* in Form und Grösse stark differiren können, und zwar ändert sich häufig insofern die Form der Zellen, als auch die an die Wasserhöhle anschliessenden langgestreckt sind, also nicht rundlich resp. eiförmig, wie oben angegeben ist. Das sonst farblose Epithem zeigt namentlich in den Randpartien meist etwas Chlorophyll und Stärke. Die Intercellularen, welche der Länge nach das Epithem durchlaufen, sind zumeist etwas weitlumiger als die querverlaufenden. Zum Nachweis der Intercellularen bediente ich mich in den meisten Fällen auf Vorschlag von Herrn Prof. Meyer folgender Färbemethode: Das Plasma wurde aus dem betreffenden Gewebe mittelst Eau de Javelle entfernt und nach dem Auswaschen in eine sehr verdünnte Lösung von Eisenchlorid gebracht. Nach der Imprägnirung mit derselben wurde der Zahn leicht abgewaschen in eine sehr schwache wässrige Lösung von rothem Blutlaugensalz gebracht. Nach zwei Tagen zeigte das ganze Gewebe eine schwache Blaufärbung, bewirkt durch Reductionsvorgänge in der pflanzlichen Membran. Darauf wurde der Zahn der Reihe nach in Alcohol, Xylol und dann in Paraffin gebracht. Leider hält sich diese schöne Färbung in Canadabalsam oder Glycerin nicht unbegrenzt, auch wenn man sie vor Licht geschützt aufbewahrt. Um sicher zu sein, dass die Behandlung mit Eau de Javelle nicht die Zwickel löse und so künstliche Intercellularräume herstellt, wurden Controllversuche mit Material, welches nicht mit Eau de Javelle behandelt war, zu verschiedenen Malen ausgeführt, es zeigte sich, dass Eau de Javelle angewandt werden durfte. Es wurden ausser dieser Färbemethode Färbungen mit Safranin benutzt.

Innerhalb des Epithems selbst bemerkt man eigenthümliche Gruppen von Zellen, die kleiner als die gewöhnlichen Epithemzellen sind. Ihre Zellwände sind etwas dicker als die der umgebenden Zellen, und das zwischen ihnen liegende Intercellularnetz ist etwas

englumiger als im übrigen Epithem. Diese Zellform dürfte vielleicht anzusehen sein als die Fortsetzung der Cambiformzellen, welche im vollständigen Bündel die Siebstränge begleiten. Das Verhalten derselben gegen Chlorzinkjod ist gleich dem der typischen Epithemzellen. Nach Haberlandt (1895, S. 73) besitzen die Epithemzellen viel Plasma und einen grossen Zellkern. Nach meinen Untersuchungen ist aber der Zellkern nicht grösser als der anderer parenchymatischer Zellen. Auf den ersten Blick können die Zellkerne des Epithems grösser aussehen als die der übrigen Parenchymzellen, da die Epithemzellen nur $^1/_3$ oder $^1/_4$ so gross sind, als das umgebende Parenchym. Die Zellkerne waren übrigens nicht nur bei *Fuchsia* durchschnittlich gleich gross im Epithem und dem umgebenden Parenchym, sondern ebenfalls bei allen untersuchten Blättern.

Versuchsreihe.

I. Topfpflanze unter feuchter Glocke. Stellte ich ein gut bewurzeltes Topf-Exemplar von *Fuchsia globosa* stark begossen unter eine feuchte Glocke, so trat nach 10—15 Minuten bei einer Temperatur von 16—21° C. Wasser in Tropfenform an allen intacten Blattzähnen aus. Infiltration beobachtete ich bei jüngeren Blättern nicht, wohl aber ab und zu bei alten.

II. Sprossstücke in Wasser gestellt, unter der feuchten Glocke. Ein abgeschnittener Zweig von demselben Exemplar in Wasser unter die feuchte Glocke gebracht, schied nach einiger Zeit ebenfalls ganz geringe Mengen Wasser aus, welches ich selbst bei jungen intacten Blättern erst mit Zuhülfenahme der Loupe constatiren konnte. Auch hier bemerkte ich keine Infiltration. Diesen Versuch stellte als erster Gardiner S. 495) an, doch glaubte er, dass dieses Wasser nicht die Spalten passire, sondern aus Drüsen abgesondert würde. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Ausscheidung wurde später von Haberlandt ins Feld geführt, um zu beweisen, dass auch hier dem Epithem eine drüsige Beschaffenheit beizumessen sei.

Für alle folgenden Versuche wurde, wo nicht andere Angaben gemacht sind, zum Einpressen von Wasser oder Lösungen ein Hg-Druck von 15 cm = $^1/_5$ Atmosphäre angewandt bei 20° C.

III. Einpressen von Wasser, feuchte Glocke. Presste ich unter der feuchten Glocke Wasser mittelst eines U-förmig gebogenen Glasrohres in einen Spross mit sechs Blättern, so trat nach zehn Minuten bereits dieses in kleinen Tröpfchen an den Blattzähnen aus, ohne dass ich Infiltration beobachten konnte. An alten Blättern trat letztere jedoch häufig auf; bei denselben waren die Ausscheidungsorgane wohl nicht mehr normal, weil die Blattzahnspitze schon eine erhebliche Braunfärbung zeigte.

IV. Einpressen von Eosinlösung. Presste ich unter der feuchten Glocke in einen Zweig mit ebenfalls sechs Blättern 0,05%ige Eosinlösung ein, so zeigte sich an den Blattzähnen nach ca. 10 Minuten ein farbloses Tröpfchen, welches nach weiteren fünf Minuten deutlich roth gefärbt war. Schon äusserlich zeigten sich die trachealen Leitungsbahnen des ganzen Sprosssystemes bis in die feinsten Verzweigungen und Endigungen roth gefärbt. Querschnitte von Stengel, Blattstiel und Nervatur des Blattes zeigten, dass nur die Gefässe der Leitbündel die Farblösung passiren lassen; das Mesophyll blieb völlig ungefärbt und intact. Quer- und Längsschnitte des Epithems zeigten, dass nur die Intercellularen dieses Gewebes roth tingirt waren. Die Epithemzellen selbst blieben bei nicht zu langer Dauer des Einpressens ungefärbt und lebend. Letzteres schloss ich daraus, dass diese Zellen wie normal sich der Plasmolyse mit 5%iger Salpeterlösung zugänglich zeigten. Dauerte jedoch die Einwirkung stundenlang, so färbte sich das Zellplasma von den Inter-

cellularen ausgehend stark roth und verlor seine Reactionsfähigkeit gegen 5%ige Salpeterlösung, war also todt. Diesen Versuch stellte Haberlandt (1895, S. 79) in ähnlicher Weise an. Recht geeignet zum Einpressen ist auch Methylgrün; doch tödtet dieses das Plasma sehr schnell. Als unbrauchbar erwiesen sich Sublimatlösung und Methylenblau.

V. Einpflanzung der Sprosse, in welche Eosinlösung eingepresst worden war. Ein Theil der Sprosse, in welche Eosinlösung bis zum Austreten eingepresst wurde, brachte ich sofort in den Stecklingskasten. Es ergab sich das überraschende Resultat, dass von sechs Pflanzen vier am Leben blieben. Die rothe Farbe verschwand sehr schnell.

VI. Einpressen von Blutlaugensalz. In einen kleinen Spross mit sechs Blättern presste ich unter der feuchten Glocke eine Lösung von rothem Blutlaugensalz ein. Nach zehn Minuten traten an den Blattzähnen helle Tropfen aus. Diese Tropfen entfernte ich solange als dieselben keine Reaction mit Eisenvitriollösung gaben. Nach dem Eintreten der Reaction nahm ich die Glocke fort und legte den zerschnittenen Spross in sehr verdünnte alcoholische Eisenchloridlösung. Nach Verlauf von einem Tage war das Gefässsystem intensiv blau gefärbt. Die in Paraffin eingebetteten Schnitte zeigten mir, dass nur die Tracheen der Leitbündel und die Intercellularen des Epithems gefärbt waren.

VII. Einpressen von Kupfersulfatlösung. Haberlandt presste Kupfervitriollösung ein und erhielt erst nach zwei Stunden mittelst Blutlaugensalz die Kupferreaction an den Blattzähnen. Bei meinen Versuchen trat die Kupferlösung schon nach $1^1/_2$ Stunden aus.

VIII. Vergiften der Blattzähne der Topfpflanze von aussen. Einen Theil der Blattzähne einer Topfpflanze vergiftete ich von aussen der Reihe nach mit verschiedenen giftigen Lösungen. Zum Vergiften wandte ich 0,1%ige alcoholische Sublimat-, 3%ige Kupfersulfat-, 5%ige Formalin- und 2%ige Cocainlösung an. Letzteres eignet sich bei den zarteren Pflanzen namentlich sehr gut. Nach dem Vergiften eines Theiles der Blattzähne trat unter der feuchten Glocke gleich viel Wasser an den vergifteten und unvergifteten Zähnen aus. Eine Infiltration des Lichtkammergewebes trat bei jungen normalen Blättern nicht ein, höchstens bei ganz alten Blättern. Diese Infiltration der alten Blattzähne verschwand beim Transpiriren sehr bald wieder, ohne dass dieser Theil des Blattes sichtbaren Schaden gelitten hätte. Dass alte Blätter nach dem Vergiften Infiltrationen zeigten, hat mit dem Vergiften selbstverständlich nichts zu thun, da bei ihnen schon beim Einpressen von Wasser, ohne Vergiftung, Infiltration häufig auftritt.

IX. Vergiften der Blattzähne von Sprossstücken. Sprossstücke, in welche ich nach dem Vergiften eines Theiles der Blattzähne Wasser resp. 0,05%ige Eosinlösung einpresste, schieden sowohl auf den intacten wie auf den vergifteten Zähnen gleiche Mengen Tropfen aus.

Haberlandt (1895, S. 82—83) unterwarf bei seinen Versuchen die Blätter ausserdem der Kälte- und Wärmestarre sowie der Narcose mit Chloroform. Der Wasseraustritt war wie bei den normal lebenden Pflanzen. Nachuntersucht habe ich die Pflanzen in narcotisirtem Zustande und in der Kältestarre, wobei ich das von Haberlandt angegebene Resultat erzielte.

X. In ein Sprosssystem von *Fuchsia globosa* presste ich Wasser ein. Einzelne Blätter wurden bei diesem Vorgange in einen Cylinder eingeschlossen, welcher Aetzkalk enthielt. Am anderen Tage waren diese eingeschlossenen Blätter angewelkt. Nachdem nun der Cylinder mit dem Aetzkalk entfernt und das Ganze unter eine feuchte Glocke gebracht war, trat Folgendes ein: Alle Blätter zeigten nach 10—15 Minuten normale Aus-

scheidung an den Zähnen mit Ausnahme der welken. Allmählich begannen auch diese Blätter wieder ihr frischeres Aussehen zu gewinnen und nach zwei bis drei Stunden, je nach dem Grade des Welkens, scheiden auch sie wieder normal aus.

XI. Ich brachte ein stark turgescirendes Sprosssystem von *Fuchsia* in eine trockene Glocke, die etwas Aetzkalk enthielt; ein Blatt dieses Sprosses schloss ich in einen mit feuchtem Fliesspapier ausgelegten Cylinder ein. Nun presste ich Wasser ein, was zum Erfolg hatte, dass nur an dem in der feuchten Kammer eingeschlossenen Blatte sich Wassertropfen zeigten.

XII. Ich kittete einen Zahn von *Fuchsia* in ein fein ausgezogenes Glasrohr mittelst Rindertalg ein und presste unter Quecksilberdruck von 7 cm 0,05%ige Eosinlösung in die Wasserspalte ein. Machte ich gleich darauf Querschnitte durch den Blattzahn, so zeigten sich nur die Intercellularen des Epithems gefärbt, das Plasma der Epithemzellen blieb ungefärbt und lebend. Nach langer Einwirkung färbte sich natürlich auch das Plasma der Zellen von den Intercellularen ausgehend. Auf diesen Versuch wurde ich durch Volkens (1883, Bd. II) gebracht, der denselben bei den Aroiden anstellte, um nachzuweisen, dass das austretende Wasser dort die Intercellularen passirt. Immerhin ist dieser Versuch bei *Fuchsia* wegen der Kleinheit der Zähne nicht ganz leicht und musste häufig wiederholt werden, bevor er in der gewünschten Weise gelang.

Reichliche Wassertropfen scheidet *Aeschinanthus pulcher* aus, welches sich vermöge seines anatomischen Baues und seiner physiologischen Verhältnisse eng an den *Fuchsia*-Typus anschliesst. Es ist eine kleine Pflanze, deren dicken Blätter oberseitig eine Schicht von Wassergewebe besitzen. Die rundlich eiförmigen Blätter tragen an dem Blattrande jeder Hälfte je fünf bis sieben, im jungen Stadium röthlich gefarbte Wasserausscheidungsapparate. An jeder dieser schon mit blossem Auge kenntlichen Stellen befindet sich eine grosse heteromorphe Wasserspalte, die sich nicht schliessen lässt. Sonst ist die Oberseite frei von Spalten, die Unterseite trägt dagegen viele Luftspalten, die ungefähr halb so gross als die Wasserspalte und leicht zum Verschluss zu bringen sind. Die Wasserspalte ist umgeben von meist acht Epidermiszellen mit geraden Wandungen wogegen die Zellen, welche die Luftspalten umgeben, gewellt sind. Auf diese Wasserspalte zu läuft meist nur ein einziges Gefässbündel, dem sich mitunter ein weit schwächeres zugesellt.

Unter Vermehrung der Tracheiden breitet sich das Bündel pinselartig aus. Umgeben ist das Bündel von einer Scheide aus gestreckten parenchymatischen Zellen, die sich fortsetzt in eine Scheide des Epithems, welche sich an die Schliesszellen ansetzt. Das farblose Epithem besteht aus langgestreckten, dünnwandigen Zellen mit glatter Wand. Erst in der Nähe der relativ grossen Wasserhöhle runden sich die Zellen ab. Die mikrochemischen Verhältnisse des Epithems und seiner Scheide entsprachen denen von *Fuchsia*. An das ungemein englumige Intercellularsystem des Epithems schliessen sich die stark verholzten, spiralig verdickten Tracheidenenden direct an. Beim Einpressen von Wasser und in Wasser gelösten Stoffen sowie beim Vergiften von aussen erhält man dieselben Resultate wie bei *Fuchsia*.

Weiter stimmen mit den Wasserapparaten von *Fuchsia* überein die der Labiaten. Zur genaueren Untersuchung verwandte ich *Salvia glutinosa*. Dieselbe trägt auf der Oberseite der Blattzähne ca. 10—12 Wasserspalten, die sich in der Grösse nur wenig von den auf der Unterseite befindlichen Luftspalten unterscheiden. Epithem und Scheide verhalten sich wie bei *Fuchsia*. Einen Unterschied gegen *Fuchsia* finden wir bei den Epidermiszellen oberhalb des Epithems. Bei den Labiaten werden hier die Zellen kleiner und dünnwandiger.

Ebenfalls verringert sich hier die Stärke der Cuticula, und dieselbe verschwindet ganz an der Aussenseite der Epithemzellen, welche der Wasserhöhle anliegen.

Ib. Epithemzellen mehr oder weniger gestreckt mit schwach gewellten Wandungen.

Primula-Typus (Fig. II).

Von dieser Familie untersuchte ich besonders *Primula sinensis* und *obconica*. Die Blätter der letzteren sind weit zarter gebaut, doch besitzen sie wesentlich längere Blattzähne. Sonst sind die anatomischen Verhältnisse gleich. Der Sitz der Wasserspaltenapparate sind bei beiden die Zähne (Fig. II*e*) der Laub- und Kelchblätter, welche im jungen Zustande ein weisslich grünes, stark glänzendes Aussehen haben. Dass auf diesen Blattzähnen eine oder selten zwei Wasserspalten sich befinden mit grossem, weit offenem Porus, giebt schon de Bary (1877, S. 55) an. Diese Wasserspalten (Fig. II*c*) unterscheiden sich von den auf der Unterseite liegenden Luftspalten durch die verschiedenen Grössenverhältnisse. Die stark cuticularisirten Schliesszellen sind nicht völlig unbeweglich, doch gelang es mir nicht, einen völligen Verschluss durch 5%ige Salpeterlösung herbeizuführen, welche die gewöhnlichen Luftspalten leicht schliesst. Die Wasserspalten werden meist von acht Epidermiszellen umgeben, dagegen die Luftspalten nur von vier oder höchstens fünf. Die unter der Wasserspalte liegende Wasserhöhle wird meist von einer aus sechs bis acht Epithemzellen bestehenden Zellreihe begrenzt. Die Athemhöhle der Luftspalten ist meist grösser. Das rührt daher, dass eine Reihe von Epidermiszellen mit den Schliesszellen der Luftspalten sich über das Niveau der sonstigen Epidermis erheben (Fig. II*d*) und so unter sich einen grossen Intercellularraum bilden. Beide, Luft- und Wasserspalten, besitzen annähernd gleich grossen Zellkern trotz der Verschiedenheit in der Grösse, und reichliche Mengen von Chlorophyll und Stärke.

In den mit Chloralhydrat oder Xylol aufgehellten Präparaten sieht man die collateralen Gefässbündel auf die Blattzähne zulaufen und zwar ein sehr starkes, dem sich häufig noch ein oder zwei schwächere zugesellen (Fig. II*e*). Bei der Vereinigung der Bündel zu einem einzigen mit stark vermehrten Tracheiden verschwindet der Siebtheil und die Tracheiden gehen nunmehr allein weiter, anfangs parallel neben einander, während sie sich später im Epithem pinselförmig auseinander spreizen. In den peripherischen Zonen gehen die Tracheiden höher im Epithem hinauf als in den centralen, sodass man auf Querschnitten des Epithems der höchsten Regionen nur am Rande, drei bis vier Zelllagen von der Scheide entfernt, quer durchschnittene Tracheiden sieht, während im Centrum sich nur Epithem befindet. Die Gefässbündel unterhalb des Epithems sind von einer Scheide lang gestreckter Zellen fest umschlossen, welche sich beim Eintreten der Tracheiden in das Epithem in eine Scheide fortsetzt, welche das Epithem fest umschliesst (Fig. II*a*). Die Scheidenzellen des Bündels sind länger und schmäler als die Scheidenzellen, welche den Abschluss des Wasserspaltenapparates bilden. Der Chlorophyll- und Stärkegehalt beider Arten von Scheiden ist annähernd gleich; doch wesentlich geringer als in dem umgebenden parenchymatischen Gewebe. Chlorzinkjod färbt die Wände der Epithemscheidenzellen blau, conc. Schwefelsäure löst dieselben schwerer auf als das Epithem und die umgebenden parenchymatischen Zellen. Die sehr verschieden weitlumigen, spiralig verdickten Tracheiden sind entweder am Ende stark ausgebuchtet oder laufen auch spitz

oder schräg aus. In letzteren Fällen buchten sie sich etwas weiter vom Ende aus. Mit Phloroglucin-Salzsäure geben sie eine intensive Rothfärbung; mit Chlorzinkjod färben sie sich gelb, ohne die Uebergänge von braun zu violett resp. blau zu zeigen, wie die Tracheiden von *Fuchsia*. Da die Zellen des ganzen Blattes mit Ausnahme des Epithems stark mit Stärke gefüllt sind, so ist es nöthig, vor der Behandlung mit Chlorzinkjod dieselben zu entfernen. Zu diesem Zwecke erwärmte ich die Schnitte auf 50—60° und liess das Ganze mit frisch bereiteter Diastase zwei bis drei Stunden stehen. Nach dem Auswaschen mit Wasser war die Stärke soweit entfernt, dass ich sämmtliche mikrochemischen Reactionen deutlich erkennen konnte. Dieselben Resultate erhielt ich, wenn ich die Blätter meiner Versuchspflanze zwei Tage lang vom Lichte abschloss.

Ueber das Epithem und namentlich die Verhältnisse des Intercellularsystemes finden wir in der Litteratur nur eine Zeichnung von de Bary (1877, S. 390), nach welcher das Epithem keine Intercellularen besitzt. Das Epithem hat eine viel geringere Ausdehnung wie z. B. bei *Fuchsia*; doch stimmen beide in ihrem anatomischen Bau ziemlich überein. Die Zellen des Epithems sind farblos und besitzen dünne Wandungen. Ausserdem enthalten sie reichliche Mengen Plasma und einen Zellkern, der ca. die Grösse der umgebenden grossen Parenchymzellen erreicht. Die Epithemzellen sind langgestreckt und unterscheiden sich dadurch von *Fuchsia*, dass ihre Membranen gewellt sind. Erst in der Nähe der Wasserhöhle, in welche sie sich wie Papillen einschieben, runden sie sich ab. Unter diesen wenigen rundlichen Zellen bemerkt man häufig stark gebuchtete Formen. Je näher die Epithemzellen der Wasserhöhle kommen, desto weitlumiger werden sie. Diese sich an die Wasserhöhle anschliessenden Zellen sind dickwandiger als das übrige Epithem, zumal an der äusseren Wandung. Behandelt man das Epithem mit Chlorzinkjod, so färbt es sich unter starkem Aufquellen violett resp. blau. Die äusserste Membran-Lamelle der an die Wasserhöhle angrenzenden Epithemzellen-Aussenwandung löst sich nicht in Schwefelsäure, in Chromsäure erst nach längerer Zeit. Es scheint also Cuticularisirung vorzuliegen. Das Epithemgewebe ist von einem Netz längs- und querverlaufender Intercellularen durchsetzt, die um so grösser werden, je näher sie der Wasserhöhle liegen. Die im Centrum des Epithems befindlichen Intercellularen sind enger als die peripherisch gelegenen. Die ausgebuchteten Tracheiden schliessen sich direct an das Intercellularsystem des Epithems an. Zur Erkennung der Intercellularen wurde die für *Fuchsia* angegebene Färbemethode mittelst Berliner Blau angewandt; ausserdem Färbungen mit Safranin, welch letzteres namentlich die Tracheidenwand stark tingirt. Vergleicht man die Intercellularen auf Längs- und Querschnitten, so sieht man, dass die längs verlaufenden ein weiteres Lumen besitzen, als die quer verlaufenden.

Aus allem oben Gesagten geht hervor, dass die anatomischen Verhältnisse denen der *Fuchsia*-Arten sehr nahe stehen, wenn man absieht von dem Bau der Epithemzellen.

Dieselbe Uebereinstimmung wie die anatomischen Verhältnisse zeigen auch die Ergebnisse der physiologischen Versuche. Die Versuchsreihe wurde angestellt analog wie bei *Fuchsia*.

I. Topfpflanze unter der feuchten Glocke: Das Ergebniss war dasselbe wie bei *Fuchsia*.

II. Sprossstücke in Wasser gestellt unter der feuchten Glocke: Wasser trat nicht aus.

III. Einpressen von Wasser unter Druck: Hier wandte ich statt 15 cm Hg-Druck nur 8 cm an und erzielte dasselbe Resultat wie bei *Fuchsia*.

IV. Einpressen von 0,05 % iger Eosinlösung unter 8 cm Hg-Druck. Erfolg derselbe wie bei *Fuchsia*.

V. Einpflanzen solcher Sprosstheile, in welche Eosinlösung eingepresst war: Dieser Versuch glückte nicht in der Weise wie bei *Fuchsia*, da diese so behandelten Sprossstücke schnell abstarben.

VI. VII. Einpressen von Kupfersulfatlösung: Die Kupferlösung trat nach einer Stunde aus.

VIII. IX. Vergiftungen von aussen: Der Erfolg derselbe wie bei *Fuchsia*.

X. XI. Resultat wie bei *Fuchsia*.

An den *Primula*-Typus schliesst sich eng der Wasserapparat der Silenaceen an. Aus dieser Familie untersuchte ich genauer *Silene caryophyllata*. Nach Volkens (l. c. S. 192) zeigt diese Familie keine Wasserausscheidung. Nach meinen Untersuchungen ist dagegen bei der angeführten Pflanze sowie bei *Dianthus Sequieri* im jungen Stadium eine sehr reichliche. Für das Vorhandensein eines Wasserapparates spricht schon der weisse, etwas angeschwollene Fleck an der Blattspitze. Auf demselben findet man eine Anzahl von Spalten, die sich durch ihre Anordnung und Verhalten von den auf der Ober- und Unterseite liegenden Luftspalten unterscheiden. Auf diese Wasserspalten zu läuft der Mittelnerv des Blattes. Da, wo derselbe in das Epithem eintritt, lässt er seine einzelnen, nunmehr vermehrten Tracheiden weit divergiren. Das farblose Epithem liegt in der Blattzahnmitte und ist gegen das Mesophyll durch eine aus mehreren Zellreihen bestehende Scheide abgegrenzt. Das Epithem hat nur eine geringe Ausdehnung, schliesst sich aber sonst vollständig an *Primula* an. Beim Einpressen von Wasser und Farbstofflösungen sowie beim Vergiften von aussen schliesst sich diese Pflanze bezüglich der Versuchsresultate ebenfalls an *Primula* an.

Ic. Epithemzellen kürzer wie bei dem *Primula*-Typus, dagegen stärker gebuchtet.

Hierzu gehören die Cucurbitaceen. Dieselben scheiden reichliche Mengen Wasser aus, welches Ca-Salze in Lösung hält, die sich im Laufe des Sommers als dünner weisser Beleg auf der Blattoberfläche zeigen. Ausser unserer einheimischen *Cucurbita Pepo* untersuchte ich noch drei ausländische Pflanzen: *Momordica charantia*, *Trichosanthes anguinea*, *Luffa cylindrica*, welche im Victoria-Hause des hiesigen botanischen Gartens üppig gediehen.

Die Blattzähne aller vier Formen haben eine weisslich-grüne Färbung, bei *Momordica* und *Trichosanthes* sind dieselben sehr zart, stark verdickt dagegen bei *Cucurbita* und *Luffa*. Die Blattzähne als Sitz der Wasserspaltenapparate tragen bei *Momordica* und *Trichosanthes* 8—10, bei *Cucurbita* und *Luffa* ca. 15 Wasserspalten. Die Grösse derselben ist wenig different von den gewöhnlichen Luftspalten. Auf die Blattzähne zu laufen meist drei Gefässbündel, ein starkes und zwei schwächere. Das farblose Epithem ist von einer Scheide umgeben, welche nur auf der Unterseite bis zum Zahnende führt, oberseits sich jedoch in einiger Entfernung an die Epidermis anlegt, so dass dort das Epithem nur von der Epidermis umschlossen ist. Die Zellen des Epithems sind kürzer wie bei *Primula*, zum Theil rundlich und wesentlich stärker gebuchtet. Die Intercellularen sind weitlumiger als bei *Primula*. Die spiralig verdickten, an ihrem Ende stark angeschwollenen Tracheiden sind verholzt. Die anderen Verhältnisse des Epithems und der Scheide sowie die Dicke der Epidermiswandungen oberhalb des Epithems entsprechen den Angaben bei *Primula*. Das Einpressen von Wasser resp. in Wasser gelösten Stoffen sowie die Vergiftungsversuche lieferten die für *Fuchsia* angegebenen Resultate.

Id. Epithemzellen, zum Theil langgestreckt, zum Theil rundlich oder eiförmig, beide Formen stark gebuchtet.

Geraniaceae. Die Geraniaceen scheiden reichlich Wasser aus. Untersucht habe ich *G. pratense*, *macrorhizon*, *pheum*, *pyrenaicum*, *silvaticum*, *aconitifolium*. Zur näheren Beschreibung des Wasserspaltenapparates will ich *G. silvaticum* benutzen. Auf der Oberseite des Zahnes findet man ca. 20 Wasserspalten, welche etwas kleiner sind als die auf der Ober- und Unterseite befindlichen Luftspalten. Die Wasserspalten sind umgeben von sechs- bis acht gradwandigen Epidermiszellen, die Luftspalten dagegen von vier Zellen mit stark gewellten Wandungen. Auf den Blattzahn zu laufen meist fünf Gefässbündel, von denen zwei nur sehr schwach sind. Das farblose Epithem ist umscheidet und besitzt grössere Intercellularen als das Epithem von *Primula*. Das mikrochemische Verhalten des Epithems und seiner Scheide ist dasselbe wie bei *Primula*. Die Epithemzellen selbst sind bei den Tracheidenenden langgestreckt und gebuchtet, weiter davon entfernt rundlich und stark gebuchtet, zumal in der Nähe der fast runden Wasserhöhlen. An letztere legt sich, wie aus Längsschnitten ersichtlich, eine Zellzone von sechs bis acht Zellen an. Die tafelförmigen Epidermiszellen sind oberhalb des Epithems und unten am Blattzahn gleich dickwandig und cuticularisirt.

Compositae. Ueber die innere Ausgestaltung der Wasserspaltenapparate der Compositen finden wir in der Litteratur keine Angaben ausser der folgenden, von Volkens (l. c., S. 201—202) für *Galinsoga parviflora* angegebenen: »Unterhalb der Wasserspalten liegt ein Epithem, aus welchen hin und her gebogenen, meist chlorophyllosen Zellen über und zwischen der Gefäss-Ausbreitung eines Mittelnerven, der weiter rückwärts zwei schwache Seitennerven aufgenommen hat« Zur Beschreibung möge *Petasites officinalis* dienen. Die dicken Blattzähne tragen auf ihrer Oberseite meist 12—15 Wasserspalten, die unter sich verschieden gross sind. Umgeben sind dieselben von sieben bis acht Epidermiszellen. Auf den Blattzahn zu läuft ein starkes und zwei sehr schwache Gefässbündel, welche ihre nunmehr sehr vermehrten Tracheiden in dem sich über die Blattmitte ausdehnenden Epithem verlaufen lassen. Das Epithem zeigte völlige Analogie mit dem von *Geranium*. Zu erwähnen ist noch, dass sich die Tracheiden häufig in grössere Intercellularen ausbuchten. Die Wandung und Cuticula der über dem Epithem liegenden Epidermiszellen ist dünner als bei anderen Epidermiszellen.

Ranunculaceae. Der Wasserapparat der Ranunculaceen schliesst sich, sowohl was das Epithem mit seinem Intercellularsystem, den Anschluss der Tracheiden an dasselbe als dessen Umscheidung anbetrifft, eng an den Wasserapparat der Geraniaceen an. Bei der Scheide ist zu bemerken, dass auch diese, namentlich an der Seite, wo sie dem Epithem anliegt, sehr stark gewellt ist. Die Wandungen der Epidermiszellen aber des Wasserspaltenapparates sind hier in gleicher Weise dünnwandiger wie bei den Compositen.

Datisceae. Weiter schliessen sich den Geraniaceen die Datisceen an, als deren Vertreter ich *Datisca cannabina* anführe. Das gefiederte Blatt trägt an jeder Blattfiederhälfte ca. 10 Zähne von grünlich-weisser Farbe, welche unter der feuchten Glocke Wasser ausscheiden. Auf dem einzelnen Blattzahn befindet sich eine Gruppe von ca. sechs Spalten, die sich von den auf der Ober- und Unterseite befindlichen Luftspalten nur durch ihre etwas rundlichere Form unterscheiden. Umgeben werden die Wasserspalten von sechs epidermalen Zellen mit geraden Wandungen. Die epidermalen Zellen oberhalb des Epithems sind dünnwandiger und weniger cuticularisirt als weiter unten am Blattzahn.

Das mikrochemische Verhalten des Epithems und seiner Scheide, die Ergebnisse beim Einpressen von Wasser und in Wasser gelösten Stoffen sowie die Resultate beim Vergiften von aussen sind bei den vier zuletzt genannten Familien gleich denen von *Primula*.

Ie. Epithemzellen rundlich, theilweise ausgebuchtet.

An dem Blattrande von *Lobelia syphilitica* finden wir eine Reihe verschieden grosser, weisser, schwammiger Polster (Fig. III*a*), welche 5—25 Wasserspalten je nach der Grösse tragen. Diese Wasserspalten sind etwas grösser als die Luftspalten. Auf diese Polster zu laufen ein oder zwei Gefässbündel, welche in dem umscheideten Epithem ihre Tracheidenenden divergiren lassen. Die Form der Zellen ist rundlich, nur in unmittelbarer Nähe der Tracheidenenden sind sie etwas länglicher. Fast alle diese Zellen sind mehr oder weniger gebuchtet. Die Verhältnisse der Intercellularen, der Scheide, sowie die Resultate beim Einpressen von Wasser und Farbstoffen und die Ergebnisse bei Vergiften sind dieselben wie bei *Primula*.

If. Das Epithemgewebe macht den Eindruck eines Schwammparenchyms.

Berberideae. Das Verhalten der Berberideae bezüglich der Wasserausscheidung ist sehr verschieden. *Mahonia japonica* und *Epimedium*-Arten scheiden unter der feuchten Glocke kein Wasser aus, dagegen aber *Podophyllum peltatum*. Auf der Oberseite des weisslichen, schwammigen, zapfenförmigen Blattzahnes (Fig. III*d*) liegt eine Gruppe von fünf bis sechs Spalten, die ungefähr dieselbe Grösse als die auf der Blattunterseite liegenden Luftspalten haben, doch sind erstere rundlicher. Auf den Blattzahn zu laufen meist drei stärkere Bündel und ausserdem noch ein oder zwei sehr schwache. Das umscheidete Epithem macht mit seinen stark ausgebuchteten Zellen völlig den Eindruck eines Schwammparenchyms. Von dem gewöhnlichen Mesophyll unterscheidet es sich jedoch durch seinen geringen Gehalt an Chlorophyll und Stärke. Die an der dem Epithem anliegenden Seite wellig conturirte Scheide legt sich an der Oberseite des Blattzahnes schon in geraumer Entfernung von der Spitze an die Epidermis an, auf der Unterseite dagegen läuft dieselbe fast bis zur Blattzahnspitze. Die weitlumigen, stark verholzten Tracheidenenden lagern sich an sehr grosse Intercellularräume an. Das mikroskopische Verhalten von Epithem und Scheide ist gleich dem von *Primula*. Die Epidermiszellen sind, soweit sie den Wasserapparat abschliessen, dünnwandiger und mit schwächerer Cuticula versehen als andere Epidermiszellen (Fig. III*b* und *c*). Beim Einpressen von Wasser und Lösungen sowie beim Vergiften von aussen erhält man dieselben Resultate wie bei *Primula*.

II. Wasserspaltenapparate mit geschlossener Scheide, deren Zellen in Schwefelsäure ebenso leicht löslich sind als das umgebende Parenchym.

IIa. Typus der Rosaceen.

Die Wasserausscheidung der Rosaceen ist eine längst bekannte Thatsache; doch finden wir über den Wasserspaltenapparat der Rosaceen nur eine Angabe bei Volkens (l. c. S. 194). Nach ihm besteht das Epithem von *Fragaria vesca*, das er kurz erwähnte,

und als Norm für diese Familie angiebt, aus einem Komplex von kleinen, rundlichen Zellen, die nach allen Seiten des Raumes ausgebuchtet sind. Ob Intercellularen vorhanden sind und sich dieselben direct an die Tracheidenenden anschliessen, ob das Epithem eine Scheide hat, darüber finden sich keine Angaben.

Als Beispiel für die Familie der Rosaceen möge, was die äussere Morphologie anlangt, *Sanguisorba dodecandria* dienen.

Der Blattrand ist regelmässig gezähnt und jedes dieser spitzen, am äussersten Ende rothen Zähnchen trägt auf seiner oberen Seite wie alle untersuchten Rosaceen eine grosse Menge von Wasserspalten. Diese unterscheiden sich von den auf der Unterseite befindlichen Luftspalten dadurch, dass sie viel kleiner als letztere sind. Sie besitzen einen stets geöffneten, kreisrunden Porus, der sich, mit 5%iger Salpeterlösung behandelt, nicht zum Schliessen bringen lässt, wogegen die Luftspalten hierauf sofort reagiren. Die Schliesszellen beider Formen enthalten einen annähernd gleich grossen Zellkern und viel Chlorophyll und Stärke. Umgeben sind die Wasserspalten von meist sechs Epidermiszellen mit geraden Wandungen, die aber wesentlich kleiner sind als die anderen Epidermiszellen der Oberseite. Die Luftspalten werden umschlossen von vier bis fünf Zellen mit stark gewellten Wandungen.

Die den kleinen Wasserspalten entsprechenden Wasserhöhlen werden von einer meist aus vier Zellen bestehenden Zellreihe begrenzt und erreichen kaum die halbe Grösse der den Luftspalten entsprechenden Athemhöhlen.

Auf den einzelnen Blattzahn zu läuft ein starkes, aus der Mitte kommendes Gefässbündel und zwei schwache, von den Seiten her führende, die sich im Blattzahn vereinigen, um dann im Epithem ihre stark vermehrten Tracheidenenden divergiren zu lassen. In dem vereinigten Bündel ist der Siebtheil nicht mehr wahrzunehmen. Die aus langgestreckten, parenchymatischen Zellen bestehende Scheide, welche die Gefässbündel umgiebt, setzt sich fort in eine Scheide, welche das Epithem von dem umgebenden Mesophyll abschliesst. Die Scheidenzellen sind nicht so lang gestreckt, dagegen weitlumiger als die Scheidenzellen der noch freien Bündel. Beide Formen unterscheiden sich von dem umgebenden Mesophyll ausser durch ihre Gestalt noch durch ihren weit geringeren Chlorophyllgehalt. Gegen chemische Reagentien verhalten sich ihre Wandungen gleich dem umgebenden Parenchym. Mit Chlorzinkjod färben sie sich violett, in Schwefelsäure sind sie leicht löslich.

Das Epithem liegt der Oberseite des Blattzahns angelagert, wo es sich direct an die Epidermis anlegt, und geht von da bis zur Blattmitte, event. auch noch etwas weiter nach der Unterseite zu. Hier, gegen die Unterseite zu, wird es durch die Scheide, deren dem Epithem anliegenden Wandungen wellig contourirt sind, von dem Mesophyll abgegrenzt. Sieht man mittelst Serienschnitten nach, in welcher Entfernung von der Blattspitze das Epithem seinen Anfang nimmt, so bemerkt man, dass ungefähr 80—100 μ vom Ende des Zahnes kein Epithem, sondern stärkereiches Mesophyll sich befindet. Von hier an bis zu 1000 μ von der Kuppe tritt das Epithem auf, so dass also die Gesammtlänge des Epithems ungefähr 1 mm betragen würde. Je nach dem Alter und der diesem entsprechenden Grösse werden natürlich Differenzen eintreten. Festgestellt wurden diese Maasse an jungen, ausgewachsenen Blättern. Diejenigen Epidermiszellen, welche dem Epithemgewebe direct anliegen, sind viel kleiner als die auf der Unterseite des Zahnes liegenden, ebenso sind die Wandungen und die Cuticula derselben viel schwächer.

Die Epithemzellen sind sehr zartwandig und besitzen viel Plasma und einen spindelförmigen Zellkern in der Grösse der umgebenden Mesophyllzellen. Nur die äusserste Wandung der Zellen, welche sich der Athemhöhle anlegen, ist etwas verdickt, ohne jedoch

verholzt oder cuticularisirt zu sein. Von Chlorophyll und Stärke ist das Epithem so gut wie frei. Das Plasma der Zellen muss unbedingt entfernt werden, wenn man den Anschluss der einzelnen Zellen aneinander studiren will.

Die Form der Epithemzellen ist von den umgebenden, parenchymatischen Zellen sehr abweichend. Die Epithemzellen (Fig. IV *a* und *b*) sind zum Theil lang gestreckt, zumal diejenigen, welche sich an die Tracheidenenden und die Scheide anlegen; in der Nähe der Wasserhöhle werden sie kürzer und runden sich ab, buchten sich aber noch mehr nach allen Seiten aus als die langgestreckten Zellen; im Allgemeinen sind sie sehr verschieden gross. An das weitverzweigte Intercellularsystem schliessen sich die Tracheidenenden direct an. Die englumigen Tracheiden des Wasserspaltenapparates, welche dieselbe spiralige Verdickung zeigen wie die der freien Bündel, laufen in der Nähe der Scheide am tiefsten in das Epithem hinein; sie färben sich bei Behandlung mit Chlorzinkjod gelb, mittelst Anilin Salzsäure und Phloroglucin-Salzsäure gelb, resp. roth, sind also verholzt. Am Ende sind dieselben häufig kopfig angeschwollen.

Die Form der Epithemzellen und die Art und Weise, wie sich die einzelnen Epithemzellen im ganzen Epithemgewebe anordnen, war bei allen von mir untersuchten einheimischen Rosaceen fast gänzlich mit dem Angeführten übereinstimmend.

Bemerken will ich noch, dass diese Epithemzellen gegen Alcohol sehr empfindlich sind, was namentlich beim Einbetten wohl zu beachten ist.

Aus Vorstehendem geht deutlich hervor, dass die Epitheme von Rosaceen und den früher beschriebenen Pflanzen anatomisch grosse Analogien zeigen. Die gleich zu beschreibenden Versuche gaben zum Theil dasselbe Resultat wie bei *Primula*. Das abweichende Verhalten nach dem Vergiften findet später seine Erklärung.

Versuchsreihe. Die Versuche wurden, wenn keine anderen Angaben erfolgen, in derselben Weise angestellt wie bei *Fuchsia* und *Primula*.

I. Topfpflanze unter der feuchten Glocke. Erfolg gleich dem von *Fuchsia*.

II. Ein Zweig unter der feuchten Glocke in Wasser gestellt schied an den Blattzähnen kein Wasser aus.

III. Einpressen von Wasser unter der feuchten Glocke. Es trat nach 15 Minuten ohne Infiltration Wasser an den Blattzähnen aus.

IV. Einpressen von Eosin unter der feuchten Glocke. Nach 15 Minuten trat ein wasserklares Tröpfchen an den Zähnen aus, welches nach weiteren 15 Minuten roth gefärbt war. Querschnitte durch den Blattzahn zeigten mir, dass nur die Intercellularen des Epithems gefärbt waren, nicht dagegen das Plasma der Epithemzellen. Ungefärbt blieb auch das Mesophyll und seine Intercellularen. Die sofort nach dem Austreten mit 5%iger Salpeterlösung erzielte Plasmolyse bewies nur, dass das Plasma der Zellen bei der kurzen Einwirkung intact geblieben war. Das Plasma dieser Epithemzellen wäre sicher getödtet worden, wenn die Farblösung dieses passirt hätte und nicht durch die Intercellularen seinen Weg genommen hätte. Presste ich jedoch längere Zeit Eosin-Lösung ein, so färbte sich das Plasma der Epithemzellen von den Intercellularen ausgehend, allmählich immer stärker, und nach Verlauf von $1^1/_2$ Stunden ist es todt.

V. Brachte ich junge Sprosssysteme, in welche Eosin-Lösung bis zum Austritt ausgepresst worden war, in den Stecklingskasten, so blieben dieselben nie am Leben.

VI. Dieser Versuch wurde nicht ausgeführt.

VII. Beim Einpressen von Kupfervitriollösung tritt Infiltration auf, doch zeigt sich diese Lösung nach zwei Stunden an den Blattzähnen.

VIII. Vergiften von aussen. Bepinselte ich im Garten, also unter ganz normalen Lebensbedingungen, die Blattzähne der einen Blatthälfte mit einer Giftlösung, z. B. 3 %iger $CuSO_4$-Lösung, 0,1 %iger alcoholischer Sublimatlösung, 2,5 %iger Cocainlösung, 5 %iger Formalinlösung und vergiftete ich auf diese Weise das Epithem, so trat am folgenden Morgen an den bepinselten Zähnen kein Wasser aus. Der unbepinselte und somit gesunde Theil der Blattzähne zeigte dagegen normale Sekretion. Dieses von *Primula* so sehr verschiedene Verhalten musste anfangs befremden; doch bleibt in der That die Ausscheidung nicht aus, sondern das Wasser wird statt nach aussen nach innen ins Mesophyll abgeschieden. Infolgedessen bemerkte ich an der bepinselten Blatthälfte Injection des Luftkammersystems. Die im Laufe des Tages durch die Transpiration compensirte Infiltration zeigte sich am anderen Morgen wieder in derselben Weise, ohne dass das Blatt äusserlich merklich Schaden gelitten hätte. Dass das Luftkammersystem nach dem Vergiften infiltrirt war, sah ich schon äusserlich an den eigenthümlich durchsichtigen, glasigen Flecken, die nach dem Vergiften im Blatte sich zeigten.

IX. Presste ich unter der feuchten Glocke in ein Sprosssystem nach dem Vergiften eines Theils der Blattzähne Wasser oder Eosinlösung ein, so zeigten die Blattzähne die für VIII angegebenen Erscheinungen. Am schönsten illustrirt *Alchemilla vulgaris* diese Vergiftungserscheinungen. Unter normalen Umständen sind alle Zähnchen am frühen Morgen mit je einem Wassertröpfchen bedeckt. Die Gesammtheit dieser Tropfen hat, aus einiger Entfernung betrachtet, das Aussehen einer Perlenschnur. Bepinselt man die eine Hälfte der Blattzähne mit Giftlösung, so ist am andern Morgen nur die andere Hälfte derselben mit Wasserperlen besetst; die bepinselten dagegen zeigen nur Infiltration.

Um nun zu sehen, ob dieses eigenthümliche von dem Verhalten der meisten anderen Familien abweichende Factum der ganzen Familie der Rosaceen eigen sei, untersuchte ich noch folgende Pflanzen: *Rubus vestitus*, *Geum rivale*, *urbanum*, *Rosa sempervirens*, *Fragraria vesca*, *indica*, *Sibbaldia procumbens* und eine ganze Reihe von *Potentilla*-Arten und fand, dass alle diese Pflanzen die oben geschilderten Erscheinungen zeigen.

X. XI. Diese beiden Versuche ergaben dasselbe Resultat wie bei *Fuchsia*.

Die im Vorstehenden besprochenen Wasserspaltenapparate besitzen Epitheme, welche von einer sich aus der Gefässbündelscheide bildenden Scheide fest umschlossen sind. Das Epithem muss also aus den parenchymatischen Zellen der Gefässbündel hervorgegangen sein.

Die Wasserspaltenapparate, welche in dem folgenden Kapitel besprochen werden sollen, besitzen entweder kein oder nur ein rudimentäres Epithem, welches aber nicht von einer sich aus der Gefässbündelscheide bildenden Scheide umschlossen ist. Ist ein Epithem vorhanden, so liegt es ausserhalb der sich öffnenden Leitbündelscheide. Das Epithem kann dann also auch nicht aus den parenchymatischen Zellen der Gefässbündel hervorgegangen sein.

2.

Leitbündelscheide sich öffnend, das eventuell vorhandene Epithem liegt ausserhalb der sich öffnenden Gefässbündelscheide.

III. Wasserspaltenapparate in der Spreite zerstreut, Epithem nicht vorhanden.

Phaseolus multiflorus. Einen weiteren Typus der Wasserspaltenapparate finden wir bei den Papilionaceen, bei denen Volkens Wasserausscheidung nicht constatiren konnte. Nach meinen Untersuchungen scheiden *Phaseolus multiflorus* und *Vicia sepium* unter der feuchten Glocke Wasser aus, nicht dagegen *Lupinus*-Arten, *Trifolium*, *Amizia*, *Orobus*, *Lathyrus*, *Hedysarum* und *Vigilia lutea*. Haberlandt (H II, 94, S. 509—518) beobachtete bei *Phaseolus* Wasserausscheidung, glaubt aber, dass dieses Wasser nicht aus Spalten abgeschieden wird, sondern von Drüsenhaaren secernirt wird, welche er als Hydathoden bezeichnet. Dass die von Haberlandt angeführten Organe in der That keine Wasserregulatoren sind, werde ich durch meine anatomischen Untersuchungen und Druckversuche beweisen.

Auf beiden Seiten des Blattes finden sich viele Spaltöffnungen, welche meist von drei Epidermiszellen umgeben sind. Diese Spalten sind bei Pflanzen von 10 cm Höhe noch nicht alle entwickelt, zum Theil nur die Spaltöffnungsmutterzellen angelegt. Erst nachdem die Pflanzen eine Höhe von 30—40 cm erreicht hatten, waren die angelegten Spalten ausgebildet und zwar zum Theil recht verschieden unter einander. Unter diesen Spalten giebt es sowohl oben wie unten solche, welche ganz den Eindruck von typischen Wasserspalten machen. Dieses schliesse ich sowohl aus den sehr verschiedenen Grössenverhältnissen als auch aus dem runden offenen Porus der letzteren, der sich mit Wasser entziehenden Agentien nicht völlig schliessen lässt. Die als Wasserspalten aufgefassten Spalten erreichen zum Theil fast die doppelte Grösse der Luftspalten. Uebergänge zwischen beiden Formen sind häufig. Schon Nestler (1896, l. c. S. 546) weist auf anders geformte Spalten der Blattunterseite hin, die er mitunter auf kleinen Erhöhungen sitzend fand. In der Nähe dieser anders geformten Spalten endigen die Gefässbündel, sodass man von vornherein vermuthen kann, dass eine Wechselbeziehung zwischen beiden besteht. Dass eine solche Korrespondenz besteht, werden die späteren Druckversuche beweisen. Dass die Gefässbündelenden meist unter den anders geformten Spalten liegen, sah ich am besten auf folgende Weise:

Ein Blatt färbte ich mittelst Eisenchlorid und der Lösung von rothem Blutlaugensalz. Das ganze Gewebe, namentlich aber die Tracheen färbten sich intensiv blau. Dieses Blatt wurde in bekannter Weise in Xylol gebracht und so völlig aufgehellt und durchsichtig. Jetzt konnte ich deutlich sehen, dass diese anders geformten Spalten nie willkürlich im Gewebe liegen, sondern stets da, wo Tracheiden endigen (Fig. V *b*). Mittelst in Paraffin eingebetteten Materiales verfolgte ich die Anatomie der Gefässbündelenden und ihren Anschluss an das umgebende Gewebe. Diese Verhältnisse zeigten leicht verständliche Beziehungen zu den später zu beschreibenden physiologischen Versuchen. Einzelne Tracheidenenden stossen direct an Intercellularen an, welche unterhalb der Wasserspalte liegen (Fig. V *a*). Die Bündelscheide hat sich hier also stellenweise aufgelöst und kann durch die nunmehr gebildeten Intercellularen Wasser nach aussen abgeben. Ausser diesen

Spalten findet man oben wie unten grosse Mengen von Trichomgebilden, einmal breite, plasmareiche Keulenhaare und lange, spitze, am Ende umgebogene. Die Keulenhaare enthalten Schleim und scheiden Schleim aus im Jugendstadium. Die Reaction auf Schleim wurde mit Methylenblau so ausgeführt, wie Krämer bei seiner Arbeit über *Viola* angiebt (S. 20—21).

Druckversuche. Schon früher sind mit *Phaseolus* Druckversuche vorgenommen worden. Moll fand bei Anwendung von 15—20 cm Hg-Druck in einem Fall nach 19 Stunden auf beiden Blatthälften der Primordialblätter eine grosse Zahl von kleinen Wassertropfen. In einem Fall nur auf der Unterseite. Haberlandt (H$_2$ 94, S. 511—513) fand bei Hg-Druck von 18—22 cm nach zehn Stunden Ausscheidung an der Unterseite, Oberseite war meist trocken. Bei älteren Blättern erfolgte bei 23 cm Hg-Druck erst nach 20 Stunden Ausscheidung und nur auf der Unterseite.

Meine Druckversuche führte ich alle unter denselben Bedingungen aus. Die Pflanzen mit denen gearbeitet wurde, hatten ein Alter von ca. 14 Tagen und eine Höhe von 40 cm. Es waren also schnell getriebene Exemplare und trugen dieselben ausser den beiden völlig entwickelten Primordialblättern noch zwei kleinere Blätter. Die Temperatur während der Versuche betrug ca. 20° C. Letztere ist ein wesentlicher Factor zur Erreichung einer gleichbleibenden Ausscheidung. Der angewandte Hg-Druck betrug 15 cm.

Versuchsreihe. I. Ein gut bewurzeltes Topfexemplar wurde stark begossen unter eine mit feuchtem Fliesspapier ausgelegte Glocke gestellt. Wassertropfen traten nach drei Stunden sowohl auf der Unter- wie auf der Oberseite aus. Um festzustellen, ob das Wasser durch Spalten oder durch Drüsen abgegeben wurde, legte ich auf ein ausscheidendes Blatt ein grosses Deckgläschen und betrachtete das ziemlich für Licht durchlässige Blatt unter dem Mikroskop. Immer fand ich, dass die zu Anfang ganz kleinen Tropfen stets aus den Spaltöffnungen austraten, nie aber aus den drüsig gebauten Keulenhaaren. Das Wasser tritt über den feinsten Verzweigungen, den Nerven vierter und fünfter Ordnung aus: und zwar liegen unter den ausgeschiedenen Tröpfchen sowohl der Ober- wie der Unterseite des Blattes Wasserspalten.

II. Ein Exemplar in Wasser gestellt unter der feuchten Glocke, schied sowohl auf der Ober- wie Unterseite Wasser aus. Dieser Versuch wurde zuerst von Nestler (1896, S. 547) angestellt.

III. Presste ich in eine Pflanze Wasser ein unter einer feuchten Glocke, so trat dasselbe in Tropfenform auf beiden Seiten nach $2^1/_2$—3 Stunden aus. Die Wassertropfen traten nicht aus den Keulenhaaren oder den langen, hakig gebogenen aus, sondern aus Spalten.

IV. Presste ich 0,05 %ige Eosinlösung ein, so trat nach drei Stunden Wasser in kleinen Tröpfchen aus, nicht dagegen Farbstofflösung. Alle Tracheen waren roth gefärbt, das Mesophyll des Blattes stark injicirt, von einem Theil der Spalten waren die nunmehr geschlossenen Schliesszellen roth gefärbt und etwas collabirt. Erst nach der langen Einwirkung von 21 Stunden trat auf der Unterseite des Blattes die rothe Farbstofflösung aus den Spalten aus.

V. Einpflanzen von Sprossen, in welche Eosinlösung eingepresst war. Dieselben starben sehr schnell ab.

VII. Presste ich 2,5 %ige $CuSO_4$-Lösung ein, so trat nach drei Stunden ganz wenig Wasser aus, das aber erst nach sechs Stunden Kupferreaction zeigte. Auch diese Lösung

trat nur aus den Spalten aus, nicht dagegen aus den Keulenhaaren. Das Durchlüftungssystem wurde stark infiltrirt. Die Einpressungsversuche mit Gerbstofflösung (0,2 : 100) ergaben Folgendes: Nach drei Stunden trat Wasser aus, welches nach 8—10 Stunden die Gerbsäurereaction zeigte. Einpressungsversuche machte auch Nestler (1896, S. 546–547), welcher ähnliche Resultate erhielt.

VIII. Vergiftet man von aussen mit $CuSO_4$-Lösung, $HgCl_2$, Jodlösung resp. Joddämpfen, so ist der Wasseraustritt beim Einpressen von Wasser sistirt, da die Schliesszellen der Spalten durch diese Stoffe collabirt und geschlossen werden. Dafür tritt aber eine weitgehende Injection des Luftkammersystems ein. Erst nach ca. 30 Stunden tritt Wasser durch die Spalten nach aussen aus.

IX. Zwei ganz gleiche, transpirirende Primordialblätter wurden in folgender Weise behandelt: Eins setzte ich bei Anwendung von Druck unter der feuchten Glocke Chloroformdämpfen aus, das andere wurde denselben Bedingungen ausgesetzt, nur wurde das Chloroform weggelassen. Bei letzterem traten wie normal nach drei Stunden Tropfen aus, bei ersterem auch nach längerer Zeit nicht. Dafür trat aber eine weitgehende Injection ein. Stellte ich einen Chloroformirungsversuch an, nach Haberlandt (94_2, S. 515—516), so erfolgte eine sehr starke Injection, gleichzeitig trat aber entgegen dem vorigen Resultat etwas Wasser aus den Spalten aus.

X. Eine Pflanze in 0,05%ige Eosinlösung gestellt und guten Transpirationsbedingungen ausgesetzt, liess durch ihr tracheales System die Farblösung nach zwei bis drei Stunden bis an die Athemhöhle passiren, wie es unter dem Mikroskop leicht zu beobachten war. Die Keulenhaare blieben auch nach längerer Einwirkung ungefärbt und waren nach sechs Stunden nicht collabirt wie die Schliesszellen der Spalten. Das Durchlüftungssystem tingirte sich bei diesem Versuche roth.

XI. Stellte ich ein Exemplar von 0,05%iger Eosinlösung unter eine feuchte Glocke, so zeigte sich Folgendes: Nach vier Stunden traten farblose Tröpfchen aus. Allmählich trat, von den roth gefärbten Tracheidenenden ausgehend, eine immer weiter gehende Injection des Durchlüftungssystemes ein. Trotzdem trat keine Farbstofflösung aus; dagegen war die Athemhöhle und die Schliesszellen von einem Theil der Spalten gefärbt, die letzteren geschlossen und etwas collabirt. Die Keulenhaare blieben intact. Erst bei einer Einwirkung von 24 Stunden trat etwas Farblösung aus den Spalten aus. Bei Einwirkung von 2×24 Stunden fiel das nunmehr welke Blatt ab.

Anamirta Cocculus. An den Wasserspaltenapparat von *Phaseolus* schliesst sich der von *Anamirta Cocculus* eng an. Ueber diese Pflanze arbeitete Haberlandt (1894_2, S. 504—508) und kam dabei zu dem Schlusse, dass auch hier das austretende Wasser nicht aus Spalten ausgeschieden wurde, sondern secretorisch durch besondere Organe, die er hier bei *Phaseolus* Hydathoden nennt. Angegeben hat Haberlandt allerdings nirgends, dass er das Wasser aus diesen Hydathoden hat austreten sehen.

Wohl giebt er an, dass bei künstlichem Druck die Blattfläche mit Tropfen besetzt ist; doch beweist er durch nichts, dass das austretende Wasser diese Hydathoden thatsächlich passirt.

Die Oberseite des Blattes trägt keine Spaltöffnungen, die Unterseite dagegen viele. Dieselben sind von vier, häufig auch von fünf epidermalen Zellen umgeben. Die Spaltöffnungen sind zum Theil schon in den jüngsten Stadien völlig entwickelt. Ausser den Spalten findet man auf beiden Blattflächen, namentlich oberhalb der Nerven, eigenthümliche drüsige Organe, welche schon an den jüngsten Blättchen völlig entwickelt sind.

Ein Querschnitt durch diese Organe zeigt den in Fig. VI *a* dargestellten Bau. Die Wände dieser Zellen sind viel dicker als die Wände der umgebenden parenchymatischen Zellen; die nach Haberlandt (1894, S. 510) copirte Fig. VI *b* zeigt andere Verhältnisse. Behandelt man diese Organe mit conc. Schwefelsäure, so färbte sich die starke Wandung mit dem Zapfen zuerst gelb, später färbte sich die Zellmembran rothbraun, während der Zapfen eine dunkle, gelbbraune Färbung annahm. Selbst bei längerer Einwirkung der Schwefelsäure lösten sich diese Drüsen nicht auf, das umgebende Parenchym sehr schnell. In Chromsäure gebracht, so löste sich alles auf mit Ausnahme der äussersten Schicht der nach aussen zu liegenden Wandung, also der Cuticula. Alle anderen Wandungen sind verholzt, da sie sich mit Phloroglucin-Salzsäure und Anilin-Salzsäure roth resp. gelb färben; besonders stark verholzt ist der in das Innere der Zelle hineinragende Zapfen, welcher bei Phloroglucin-Behandlung blutroth gefärbt wird. Die äusserste Schicht der Papille dieser Drüsenzellen ist in ganz jungen Stadien eine Cuticula, welche durch spätere Schleimbildung abgehoben wird. Dass thatsächlich Schleim gebildet und nach dem Abheben der Cuticula abgeschieden wird, lässt sich mittelst der bei *Phaseolus multiflorus* angegebenen Färbemethode mit Methylenblau leicht zeigen. Diese anatomischen Verhältnisse fand ich an $1^1/_2$ cm langen Blättchen. Bei einem Theil der drüsigen Organe war die Cuticula noch nicht losgesprengt, bei einem andern Theil dagegen losgelöst und die Papillen dementsprechend verschleimt. Bei jungen Blättern sind diese Schleimzellen farblos und lebendig, bei alten gelb resp. braun gefärbt und abgestorben. Die letzteren können auf keinen Fall Bedeutung für die Regulirung des Wassers haben, jedenfalls können sie nicht secretorisch wie Drüsen wirken, sondern höchstens Wasser passiv durch sich hindurch lassen. Wie bei *Phaseolus*, so schliessen sich auch hier die Tracheidenenden direct an die Intercellularen unterhalb besonders geformter Spalten an.

Versuchsreihe. Die Versuche wurden vorgenommen mit jungen, ausgewachsenen Blättern; dieselben ergaben dasselbe Resultat wie bei *Phaseolus*. Erwähnen will ich nur einzelne Versuche.

I. Unter der feuchten Glocke presste ich unter Hg-Druck von 40 cm Wasser ein. Es schieden sich nach fünf Stunden die ersten Tropfen aus und zwar auf der Unterseite des Blattes, die nach 21 Stunden mit Wassertropfen dicht bedeckt war, die Oberseite blieb vollständig trocken. Nach weiteren 2×24 Stunden hatten sich die auf der Unterseite abgeschiedenen Tropfen stark vergrössert, die Oberseite war immer noch trocken. Die abgeschiedenen Tropfen traten aus den Spaltöffnungen aus. Nach Haberlandt zeigten sich bei diesem Versuche beide Blattflächen mit Wassertropfen besetzt.

II. Unter denselben Bedingungen presste ich 0,05 % ige Eosinlösung ein. Auch hier erschienen nach fünf Stunden farblose Tropfen, wogegen die Oberseite völlig unbenetzt blieb. Farblösung trat selbst nach 2×24 Stunden nach aussen nicht aus.

III. Ein junges, vier bis fünf Wochen altes Blatt wurde an der Pflanze selbst in eine mit Fliesspapier ausgelegte Flasche eingeschlossen. Dasselbe schied nach sieben Stunden an der Unterseite Wasser aus, blieb dagegen auf der Oberseite völlig trocken. Ein altes Blatt denselben Bedingungen ausgesetzt, schied erst nach zwölf Stunden an der Unterseite Wasser aus, die Oberseite blieb trocken.

IV. Die Vergiftungsversuche verhielten sich wie die bei *Phaseolus multiflorus* angestellten.

IV. Wasserspalten über einem rundläufigen Bündel. Wasserausscheidung durch die Seitenwände fortlaufender Tracheen. Epithem ist nicht ausgebildet.

Als ein weiterer Typus der Wasserspaltenapparate ist derjenige der Orchideen anzusehen. Als Vertreter dieser Familie führe ich *Orchis maculata* an. Unter der feuchten Glocke sieht man bei dieser Pflanze am Blattrande auf der Oberseite der Blätter regelmässig Wassertropfen austreten

Der Unterschied der Wasserapparate von *Orchis* gegen alle bisher besprochenen Wasserspaltenapparate besteht darin, dass nicht die Tracheidenenden auf die Wasserspalten zulaufen, sondern dass vielmehr das Gefässbündel unter denselben fortläuft, ohne Tracheidenenden zur Wasserspalte abzusenden.

In der Blattfläche verlaufen parallel neben einander eine Reihe von Gefässbündeln, welche sich an der Blattspitze vereinigen, jedoch zweigen sich dort auch einzelne Gefässbündelenden ab, Fig. VII *a*, welche unter Wasserspalten endigen und nur noch aus Tracheiden bestehen. Somit haben wir an der Blattspitze einige Wasserspaltenapparate, welche denen von *Phaseolus* ähnlich sind. Ueber und etwas seitlich von dem randläufigen Bündel sieht man in mit Chloraljod aufgehellten Blättern in unregelmässigen Abständen von einander Wasserspalten. Von den gewöhnlichen Spalten der Ober- und Unterseite unterscheiden sich diese Wasserspalten weder durch Form und Grösse noch durch ihr Verhalten gegen 5%ige Salpeterlösung, welch letztere beide Formen schnell schliesst. Dass diese Spalten trotzdem als Wasserspalten aufgefasst werden müssen, zeigt sich beim Einpressen von Wasser und Farbstofflösung, wobei nur die in der Nähe des Randstranges gelegenen Spalten Wasser resp. Farblösung ausscheiden. Die Wasserhöhle ist sehr weitlumig und wird auf Längsschitten von 3—4 grossen Zellen begrenzt, auf Querschnitten von meist 5 Zellen. Die randläufigen Bündel, über denen die Wasserspalten liegen, bestehen aus einem Tracheenstrang und einem Siebstrang, zwischen denen eine einzellige Schicht parenchymatischer Zellen liegt, Fig. VII *a*. Die Scheidenzellen der randläufigen Bündel sind langgestreckt und glattwandig. Mit Chlorzinkjod färben sie sich violett.

In der Nähe der grossen Wasserhöhle werden einzelne Scheidenzellen auf der Oberseite des unter der Wasserspalte verlaufenden Bündels kürzer und weitlumiger. Gleichzeitig buchten sich ihre Wandungen auf beiden Seiten aus, ohne jedoch den Charakter von Armparenchym anzunehmen, Fig. VII *c*. Durch diese Ausbuchtungen bilden die Scheidenzellen mit den Tracheen Intercellularen, sodass sich also die Scheide an diesen Stellen öffnet, Fig. VII *a*. Auffällig ist es, dass an der Oberseite, wo sich das Bündel öffnet, die Scheidenzellen dickwandiger sind als auf der Unterseite. Auf der Unterseite bleibt die Scheide stets geschlossen.

Die Einpressungsversuche mit Wasser und Farbstofflösung unter der feuchten Glocke, sowie das Einpressen von $CuSO_4$-Lösung entsprechen dem Verhalten von *Primula*, während nach dem Vergiften Wasser nicht mehr nach aussen abgegeben wird, aus dem einfachen Grunde, weil die Wasserspalten hierdurch geschlossen werden.

Zu demselben Typus wie die Orchideen gehört *Tradescantia viridis*. Nestler erwähnt (1896, S. 541—542) das Auftreten von Wasserspalten über dem Randstrang. Der Unterschied von *Orchis maculata* ist nur der, dass, wie auch Nestler angiebt, ausser den Wasserspalten keine anderen Spalten auf der Oberseite vorhanden sind. Die sonstigen anatomischen und physiologischen Befunde stimmten völlig mit den für *Orchis* ermittelten überein.

V. Wasserspaltenapparate mit ausserhalb der geöffneten Leitbündelscheide liegendem Epithem.

Tropaeolum majus. Das wellig ausgebuchtete Blatt trägt in jeder dieser Ausbuchtungen eine weisse, verdickte Zone, auf welcher mehrere, meist 1—8 grosse Wasserspalten liegen mit unbeweglichen, stark gekrümmten Schliesszellen und sehr weitem Porus. Die Wasserspalten, welche schon de Bary erwähnt, finden sich meist in einiger Entfernung vom Blattrande, häufig nicht mehr über dem Epithem, sondern schon über dem lakunösen Mesophyll. Die Schliesszellen sind nur an jungen Blättern lebend, an älteren sind dieselben braun, abgestorben und verschwinden schliesslich ganz, sodass da, wo ursprünglich sich eine Wasserspalte befand, nur noch ein Loch in der Epidermis zu sehen ist.

Auf die Ausscheidungsstellen zu laufen 3 starke Gefässbündel. Dieselben endigen in einer Epithemschicht, welche die hier stark vermehrten, divergirenden, am Ende häufig angeschwollenen Spiraltracheiden der Bündel in sich aufnimmt. Den Verlauf der Gefässbündel und Tracheidenstränge in der Nähe der Ausscheidungsstellen zeigt Fig. VIII *a*. Die Gefässbündelscheide färbt sich mit Chlorzinkjod violett und löst sich leicht in conc. Schwefelsäure auf. Diese langgestreckten, an der dem Bündel anliegenden Seite glattwandigen Zellen schliessen im Allgemeinen in der Blattlamina die Bündel fest von dem umgebenden Mesophyll ab (Fig. VIII *b*). Da, wo die Bündel, welche zum Wasserspaltenapparate gehören, anfangen, ihre Tracheidenstränge auseinander zu spreizen, wird jeder Theil des Bündels von einer Scheide umgeben, wie die normalen, freien Endigungen der Leitbündel in anderen Blättern, nur mit dem Unterschied, dass diese Scheidenzellen Intercellularbildung zeigen und sich so öffnen. Da, wo die Intercellularbildung beginnt, sind diese Zwischenräume nur klein (Fig. VIII *c*), dieselben werden jedoch um so grösser, je näher sie dem Centrum des Epithems liegen. Noch weiter nach dieser Region zu buchten sich die Scheidenzellen nach allen Seiten des Raumes aus und bilden so nach allen Seiten hin communicirende Intercellularen (Fig. VIII *d*). Trotzdem müssen diese Zellen bis zum Tracheidenende als Scheide aufgefasst werden, weil dieselben bis dahin die langgestreckte Gestalt beibehalten und durch das ziemlich feste Anlegen an die Tracheiden diesen als Schutz gegen Zerreissen dienen können. Die an den Tracheidenenden sich an die Scheide anschliessenden Parenchymzellen gleichen den Scheidenzellen und sind durch Uebergänge mit den gewöhnlichen Mesophyllzellen verbunden.

Das Epithem ist von keiner Scheide umschlossen, sondern geht allmählich in das Gewebe des Mesophylls über. Somit ist zwischen dem ziemlich farblosen oder doch nur schwach grünlichen Epithem und dem grünen Assimilationsparenchym eine scharfe Grenze nicht zu ziehen. Auch Nestler (1896, S. 535) scheint anzunehmen, dass eine Scheide nicht vorhanden ist, wenigstens führt er eine solche nicht an. Volkens bespricht die anatomischen Verhältnisse des Epithems nicht. Angaben von anderer Seite über das Epithem von *Tropaeolum* existiren meines Wissens nicht.

Die Form der Epithemzellen ist unter einander ziemlich verschieden. In der Nähe der Tracheidenenden sind dieselben länglich gestreckt, nach allen Seiten gebuchtet. Weiter davon, in der Nähe der grossen Wasserhöhlen, werden dieselben weitlumiger, rundlich und sind meist stark gebuchtet. Der Uebergang dieser Zellen in das wirkliche Parenchym erfolgt, wie schon gesagt, ganz allmählich. Dass man aber trotzdem einen Unterschied zwischen Epithem und Mesophyll machen muss, geht daraus hervor, dass der Chlorophyll-

und Stärkegehalt des Epithems genannten Gewebes viel geringer ist als der des Mesophylls. Immerhin ist jedoch der Chlorophyll- und Stärkegehalt des Epithems von *Tropaeolum* grösser als der früher besprochener Epitheme, sodass es für mikrochemische Reactionen meist nöthig ist, die Stärke vorher herauszubringen. Die Wandungen der Epithemzellen sind dünn, doch werden sie in der Nähe der Wasserhöhlen etwas stärker, ohne indessen verkorkt zu sein. Mit Chlorzinkjod färben sie sich violett, in Schwefelsäure sind sie leicht löslich.

Das Epithemgewebe ist von einem weitlumigen, reich verzweigten Intercellularsystem durchsetzt. Eine regelmässige Erscheinung ist der Anschluss der Tracheidenenden an dieses System. In diese Zwischenräume buchten sich häufig die Tracheidenenden aus.

Versuchsreihe.

Die Versuche wurden wie bei *Fuchsia* angestellt, mit jungen, ausgewachsenen Blättern, bei 20° C. und 10 cm Hg-Druck.

I. Topfpflanze unter der feuchten Glocke, Austritt des Wassers an den Ausscheidungsstellen nach sieben Minuten.

II. Blätter, welche unter der feuchten Glocke in Wasser gestellt wurden, schieden ohne Druck kleine Wassertröpfchen aus.

III. Einpressen von Wasser unter der feuchten Glocke. Es trat nach ca. sieben Minuten Wasser aus.

IV. Einpressen von Eosinlösung (0,05 %) unter der feuchten Glocke. Es trat nach sieben Minuten Wasser aus, welches nach weiteren fünf Minuten deutlich roth gefärbt war. Die Tracheen und das Intercellularsystem des Epithemgewebes waren roth gefärbt, ungefärbt blieben die Epithemzellen selbst, welche sich der Plasmolyse zugänglich zeigten, also lebend waren.

V. Einpflanzen von Sprosssystemen, in welche Eosinlösung bis zum Austreten eingepresst worden war. Dieselben wuchsen im Stecklingskasten nicht.

VIII. IX. Nach dem Vergiften der Ausscheidungsstellen von aussen verhielten sich meine Versuchspflanzen wie *Fuchsia*. Es trat vor und nach dem Vergiften die gleiche Wassermenge aus. Ebenso trat nach dem Vergiften von aussen beim Einpressen von 0,05 %iger Eosinlösung nach wie vor in gleicher Weise Farbstofflösung aus.

D.

Wasserapparate anderer Art.

VI. Wasserapparate der Filicineen.

Eine grosse Abweichung von den bisher geschilderten Wasserspaltenapparaten zeigen die Wasserapparate der Filicineen. Ueber diese morphologisch wesentlich anders gestalteten Organe war bis zur jüngsten Zeit wenig bekannt, nur dass auf der Oberseite der Farnwedel

Wasser ausgeschieden wird, war seit langer Zeit bekannt und beschrieben. Bei dieser Familie tritt das Wasser nicht durch typische Wasserspalten oder Risse aus, sondern passirt die Epidermiszellen bestimmter Regionen. Nach de Bary 1897, S. 113) findet sich aufgelagert auf die Aussenfläche der Cuticula, diese unkrustirend, $CaCO_3$ in feinkörnigen Massen. Diese Massen treten über seichten Grübchen auf, die an bestimmten Stellen angeordnet sind. In neuerer Zeit hat Haberlandt (1896, S. 55—57) über die Wasserausscheidung von *Polypodium aureum* gearbeitet. Er beobachtete hier, wie es überhaupt bei den Filicineen der Fall ist, die Wasserausscheidung in seichten Grübchen und zwar vorzugsweise in der Nähe des Blattrandes. Weiter hat Potonié (1892, S. 117—124) über die den Wasserspalten physiologisch entsprechenden Organe bei fossilen und recenten Pflanzen gearbeitet und empfiehlt als Bezeichnung für dieselben den von Professor Schulze benutzten Ausdruck »Wassergruben«. Bei den in den Gewächshäusern des hiesigen botanischen Gartens üppig gedeihenden Exemplaren von *P. aureum* unterschied ich an der Blattfiederhälfte drei continuirliche Reihen von Wasserausscheidungsstellen. Eine Reihe, welche die meisten, allerdings auch die kleinsten Ausscheidungsstellen aufweist, liegt in der Nähe des Blattrandes, die zweite in der Nähe des Mittelnerven, die dritte zwischen beiden. Eine eigenthümliche Beziehung besteht zwischen den Wassersecretionsstellen und den auf der Unterseite befindlichen Sori. Die Sori liegen stets unterhalb der Wasserdrüsen, nie an anderen Stellen der Blattunterseite. Eine derartige Beziehung fand ich bei allen untersuchten einheimischen und ausländischen Polypodiaceen. Ausser *P. aureum* verwandte ich zur Untersuchung *P. pustulatum*, welches Wassergruben besass, die denen von *P. aureum* gleich gebaut waren und Ca-haltiges Wasser ausschieden. Allerdings kann von einer regelmässigen Anordnung der Wasserapparate in Reihen nicht die Rede sein. Den angeführten Polypodiaceen gleich verhält sich unser einheimisches *P. vulgare*. Bei letzterem sieht man zwei Reihen von Wasserapparaten, eine in der Blattfiedermitte und eine am Rande. Unter denselben liegen auch hier die Sori. Nach Haberlandt (1896, S. 56) besteht das verbreiterte Gefässbündelende, welches direct unter der drüsig gebauten Epidermis liegt, hauptsächlich aus mit breit spaltenförmigen Tüpfeln versehenen Tracheiden und stark reducirtem Leptomtheil. Auf der Oberseite liegen im Bündel einige grosskernige Parenchymzellen. Das ganze Bündel ist nach demselben von einer Endodermis umgeben, welche oberseits direct an die epidermale Drüsenzelllage grenzt: die tangentialen Wände der Endodermis sind unverkorkt, die radialen mit breitem, cutinisirtem Bande versehen. Was die drüsigen Epidermiszellen anbelangt, so unterscheiden sie sich in Form und Grösse wesentlich von den anderen Epidermiszellen der Oberseite. Die gegenseitigen Verhältnisse gehen aus den Zeichnungen (Fig. IX *c*, *d*) hervor. Ebenso sind die Wandungen und ihre Cuticula viel schwächer als bei den anderen Epidermiszellen. Die Endodermiszellen der Oberseite des Wasserapparates sind infolge des Fehlens der Korkeinlagerung an den tangentialen Wänden befähigt, dort mit Leichtigkeit Wasser durchzulassen. Phloroglucin-Salzsäure färbt diese Zellen nicht, Chlorzinkjod färbt sie violett. Sie erreichen nicht die Länge der Endodermiszellen unterhalb des Wasserapparates. Die weiten spiralig verdickten Tracheiden sind stark verholzt und werden an ihrem Ende weitlumiger. Wenn auch keine Spalten oberhalb der Tracheidenenden in der drüsigen Epidermis vorhanden waren, so handelte es sich doch darum, nachzuweisen, ob nicht von da Intercellularen nach aussen führten. Um dieses nachzuweisen, machte ich mittelst Mikrotom und eingebettetem Material tangentiale Schnitte durch die Secretionsstelle. Die dabei quer durchschnittenen Epidermiszellen zeigten ebenso wenig wie die daran anschliessenden Endodermiszellen irgend welche Zwischenräume. Bei dem gänzlichen Fehlen der Intercellularen ist das über den Gefäss-

bündeln austretende Wasser also gezwungen, durch die Zellen der Endodermis und Epidermis hindurch zu gehen. Dass die Tropfen thatsächlich diese drüsigen Epidermiszellen passiren, geht daraus hervor, dass die Ausscheidung nur oberhalb dieser Zellen erfolgt und andere Organe in der Nähe nicht vorkommen, welche Wasser ausscheiden könnten; Spaltöffnungen finden sich nur auf der Blattunterseite; drüsig gebaute Schuppen oder Trichome sind nicht vorhanden.

Die folgenden Druckversuche wurden bei 20° C. und 35 cm Hg-Druck angestellt an jungen Wedeln.

Versuchsreihe. I. Topfpflanze unter der feuchten Glocke: Es trat nach zehn bis zwölf Stunden Wasser in Tropfenform aus.

II. Sprossstücke in Wasser gestellt unter der feuchten Glocke: Es trat nach zehn Stunden Wasser in Tropfenform über den Wasserapparaten aus; jedoch waren die hier ausgeschiedenen Tropfen wesentlich kleiner als bei solchen Wedeln, in welche Wasser unter Hg-Druck eingepresst wurde.

III. Einpressen von Wasser unter der feuchten Glocke: Es trat aus allen Wasserapparaten nach zehn bis zwölf Stunden Wasser aus.

IV. Presste ich weiter Eosinlösung ein, so trat auch hier genau wie beim Einpressen von reinem Wasser unter der feuchten Glocke nach zwölf Stunden auf der Oberfläche Wasser aus, nicht dagegen die Farbstofflösung. Nach weiteren 24 Stunden trat noch keine Farblösung aus, ebenso wenig bei Erhöhung des Druckes, wohl aber waren sämmtliche trachealen Leitungsbahnen roth gefärbt. Dass die Farblösung bei diesen verhältnissmässig gering ausscheidenden Pflanzen viel langsamer an die Ausscheidungsstellen gelangt als bei solchen Pflanzen, die reichliche Wassermengen secerniren, ist natürlich. Um die trachealen Bahnen bis zu den Secretionsstellen schneller mit der Farblösung zu füllen, kittete ich einen Wedel in ein U-förmig gebogenes Glasrohr, welches Eosinlösung enthielt, ein und setzte denselben unter Hg-Druck guten Transpirationsbedingungen aus. Nach einer Stunde waren alle Tracheen roth gefärbt. Darauf unter die feuchte Glocke gebracht, wurde wohl wieder Wasser ausgeschieden, nicht dagegen Farblösung nach zehn Stunden. Sehr lebhaft gefärbt waren namentlich die stark verbreiterten Tracheidenenden, nicht dagegen die drüsigen epidermalen Zellen; letztere waren auch nicht abgetödtet, weil sie sich der Plasmolyse mit 5% iger Salpeterlösung zugänglich zeigten. Nach weiteren 24 Stunden trat in gleicher Weise Wasser aus, dagegen keine Spur der Eosinlösung. Ausserdem constatirte ich eine starke Injection des Luftkammergewebes mit Wasser, und dementsprechend zeigten sich auch grosse ungefärbte Tropfen auf der Unterseite, die aus den Spaltöffnungen austraten.

Betrachtete ich nun die drüsigen Epidermiszellen der Wasserapparate mit dem Mikroskop, so sah ich, dass sich das Plasma der Drüsenzellen und der Scheide verändert und ganz geringe Mengen des rothen Farbstoffes gespeichert hatte. Da diese Zellen auf 5%ige Salpeterlösung absolut nicht mehr reagirten, war es sicher, dass dieselben durch die Farblösung abgetödtet waren. Mit Chlorzinkjod gefärbte Schnitte zeigten mir, dass bei diesen getödteten Zellen sich das Plasma nicht wie bei plasmolysirten Zellen von der Wand ins Innere zusammenzieht, sondern als fester Wandbeleg sich der Zellmembran auflagert.

V. Vergiftete ich einen Theil der Wasserapparate von aussen, so trat an den vergifteten Wasserapparaten kein Wasser nach aussen aus, wohl aber an den intacten.

VI. In einen unter einer feuchten Glocke befindlichen Wedel presste ich Eosinlösung ein. Nach dem Plasmolysiren mit 5%iger Salpeterlösung zeigten sich an den Wasser-

apparaten Tropfen, wie sie an ganz normalen Pflanzen auftreten. Das rührt einfach daher, dass die eingetretene Plasmolyse sofort wieder aufgehoben wird.

VII. Einen zweiten Versuch stellte ich in ganz analoger Weise an, nur mit dem Unterschiede, dass ich die erhaltene Plasmolyse mit 5%iger Formalinlösung fixirte und so das Plasma der Zellen tödtete. Auch hier wurde Wasser in Tropfenform ausgeschieden, nicht dagegen Farblösung. Die anatomische Untersuchung der Sectionszellen zeigte mir, dass das durch die Plasmolyse von der Zellwand abgehobene Plasma zum Theil in der Zellmitte lag, zum Theil durch das Fixiren der Wandung wieder aufgelagert wurde. Auch bei diesem Versuche verhielten sich die durch die Plasmolyse und das Fixiren veränderten Scheidenzellen gerade so wie die drüsigen Epidermiszellen. Sie liessen nach längerer Einwirkung Wasser in das Durchlüftungssystem eintreten, nicht dagegen Farbstofflösung. Das Wasser trat später unterseits aus den Luftspalten aus.

E.

Physiologie der Wasserapparate.

Die Mehrzahl der Forscher nimmt an, dass das Wasser, welches durch die Wasserspalten unserer Krautgewächse nach aussen austritt, durch den Wurzeldruck gezwungen wird, das Intercellularsystem des Epithems zu passiren, ohne dass die Epithemzellen selbst activ wirksam sind. Der ganze Ausscheidungsprocess wäre somit als blosse Filtration aufzufassen. Haberlandt ist in Betreff der meisten einheimischen Pflanzen derselben Ansicht, nur glaubt er, dass die Epithemzellen auch selbstthätig Wasser ausscheiden (1894, S. 377), um das Intercellularsystem des Epithems dauernd mit Wasser gefüllt zu halten, behufs Abschluss der trachealen Leitungsbahnen. Somit nimmt also Haberlandt an, dass alle Epitheme Drüsen seien. Diese Annahme für die typischen Epitheme sucht er einmal dadurch zu begründen, dass die Epithemzellen meist einen grossen Zellkern und viel Plasma besitzen (1895, S. 60 und 61); dieses Verhalten der Epitheme berechtigt aber absolut nicht zu der Annahme, dass sie ein Drüsengewebe seien. Die Zellkerne der Epithemzellen sind nicht grösser als die der umgebenden, allerdings viel grösseren Zellen, wie das nicht auffällig ist, da, wie mir viele Untersuchungen zeigten, in allen ausgewachsenen Zellen einer Pflanzenspecies die Zellkerne fast gleich gross sind, ihre Grösse also relativ unabhängig ist von der jeweiligen Grösse der sie einschliessenden Zellen.

Als weiteren Beweis für die secretorische Thätigkeit der Epithemzellen führt Haberlandt das zuerst von Gardiner beobachtete Austreten von Wassertropfen an abgeschnittenen Blättern unter der feuchten Glocke ohne Druck an. Wenn bei *Impatiens*, *Fuchsia*, *Tropaeolum*, *Phaseolus* unter den angegebenen Bedingungen an den Blättern Wassertropfen austreten, so kann dieses Verhalten durchaus nicht als beweisend für die Drüsennatur der Epithemzellen gelten, da es möglich wäre, dass das in die Intercellularen gelangende Wasser durch Capillarität nach aussen befördert würde. Nestler beobachtete übrigens eine solche Wasserausscheidung bei *Tropaeolum* 1896, S. 524 und 525, wo ein typisches Epithem nicht vorhanden ist; doch spricht dieses nicht gegen die Ansicht von Haber-

landt, weil die Zellen, welche die Tracheidenenden umgeben, doch auch hier secernirend wirken könnten. Die in Rede stehende Hypothese von Haberlandt ist also nicht bewiesen, und es liegt kein directer Grund vor für deren Annahme.

Herr Prof. Meyer hat im Laufe dieser Untersuchung eine andere Hypothese aufgestellt, nämlich die, dass die Epitheme vielleicht die Aufgabe hätten, die Abgabe von Wasser in flüssiger Form zu reguliren. Die Regulirung dürfte dann in folgender Weise zu Stande kommen: Wenn der Turgor in den Zellen des Epithemgewebes sehr gross wird, so weichen die Zellen normal zu ihren Trennungswänden auseinander und somit werden die Intercellularen grösser und bieten dem Durchtritt des Wassers aus dem trachealen System keinen nennenswerthen Widerstand. Wird aber der Turgor dieser Zellen geringer infolge geringerer Wasserzufuhr aus dem Substrat oder allzu grosser Abgabe durch die Luftspalten nach aussen, so nähern sich die Zellwände einander. Die nothwendige Folge davon ist, dass das Intercellularnetz des Epithems kleinlumiger wird, ja, auf ein solches Minimum reducirt werden kann, dass es dem Wasser den Durchtritt sehr erschwert, wenn nicht gänzlich verbietet und so die Pflanzen vor allzu grosser Wasserabgabe schützt. Beweise für diese Hypothese zu finden, gelang mir nicht; um aber zu sehen, ob die Intercellularen sich beim Trockenwerden der Blattzähne erheblich verengen, machte ich folgende Versuche: 1) Ich setzte ein Topfexemplar von *Primula obconica* stark begossen unter eine feuchte Glocke. Nachdem sich an den Blattzähnen Wassertropfen abgeschieden hatten, dieselben also stark turgescent waren, brachte ich einige Blätter in eine feuchte Kammer, welche Osmiumsäure enthielt. Nach Verlauf von einer halben Stunde waren die Epithemzellen getödtet, ohne dass Turgorschwankungen hätten eintreten können, da die Bedingungen während des Fixirens fast dieselben wie vorher geblieben waren. Nun brachte ich die so fixirten Blattzähne nach Entfernung des Plasmas in Alkohol und auf die bekannte Weise in Paraffin, nachdem sie vorher mit Saffranin gefärbt waren. 2) Dasselbe Topfexemplar wurde guten Transpirationsbedingungen ausgesetzt und ein Blatt nach längerer Zeit in eine trockene Kammer gebracht, deren Atmosphäre mit Osmiumsäuredämpfen geschwängert war. Auch hier wurde das Gewebe fixirt und in Paraffin eingebettet.

Es zeigte sich bei Vergleichung der Schnitte, dass die Intercellularen der Schnitte von Versuch 1 viel grösser waren als die Intercellularen in den Schnitten von Versuch 2.

Weiter muss nach Meinung des Herrn Prof. Meyer das Epithem dazu dienen, die Tracheidenenden dadurch, dass sich die Epithemzellen so fest an dieselben anschliessen und nur kleine Intercellularen besitzen, bei sehr starkem hydrostatischen Druck vor dem Zerreissen zu schützen. Vielleicht ist dieses die Hauptaufgabe dieses Gewebes, welches in seiner normalen Form von der die Infiltration des Mesophylls hindernden Scheide fest umschlossen ist.

Es wäre ferner möglich, dass die Epithemzellen die im Tracheensafte enthaltenen Salze wieder in ihr Plasma aufnähmen, wodurch die Möglichkeit geboten wäre, die Nährsalze der Pflanze gänzlich zu erhalten.

Wenn nun auch Haberlandt zugiebt, dass die Wasserausscheidung der in unserem Klima wachsenden Pflanzen grösstentheils auf Druckfiltration beruht, so ist dieses nach ihm bei den tropischen Gewächsen nicht der Fall, sondern zeigen nach Haberlandt deren Secretionsorgane einen vorwiegend drüsigen Charakter. Er schreibt darüber Folgendes: »Es ist auch nur natürlich, wenn in den Tropen, wo der Wurzeldruck viel grösser ist als bei uns, und in dem feuchten warmen Klima die Transpirationsbedingungen recht schlechte sind, Vorkehrungen getroffen sind, welche das Luftsystem der Pflanze vor der Injection schützen und Ersatz für die ungenügende Transpiration

schaffen.« Für viele Tropenpflanzen will Haberlandt den Beweis erbracht haben, dass ihre Wasserausscheidungsorgane selbstthätig unter dem Einflusse ihrer lebenden Protoplasten das Wasser nach aussen abgeben. Nach ihm sind diese Organe sehr verschieden gebaut und besitzen drüsenartige Einrichtungen, so dass er den Namen »Wasserdrüsen« vorschlägt. Er unterscheidet zwei Kategorien:

I. Wasserspaltenapparate, welche den normalen Wasserspaltenapparaten unserer einheimischen Pflanzen gleichen, deren Epithem jedoch allein die Wasserausscheidung besorgt. *Conocephalus oratus* und *Ficus*-Arten (1895, S. 58—70).

II. Ausscheidungsorgane, welche keine Wasserspaltenapparate, sondern Drüsenapparate sein sollen (1894, S. 498—538). Ueber letztere giebt er (S. 534—536) Folgendes an: »Nur in zwei Fällen bei *Conocaryum pyriforme* und *Anamirta cocculus* wurden einzellige Hydathoden aufgefunden, welche aber eine hohe Differenzirung und eine weitgehende Anpassung an ihre Function zeigen. Gewöhnlich sind die epidermalen Hydathoden Trichomgebilde von recht verschiedenem Bau. Am häufigsten sind allerdings kurzgestielte Köpfchenhaare, die im einfachsten Falle bloss aus drei Zellen, der Köpfchen-, Stiel- und Fusszelle bestehen. Das Köpfchen fungirt als eigentliches Wassersecretions- und Absorptionsorgan. Seine Aussenwände sind zart und von einer dünnen Cuticula überzogen, die in einzelnen Fällen durch ein schleimiges Wandsecret emporgehoben und gesprengt wird. Die Stielzelle repräsentirt gewissermaassen den mechanischen Apparat des ganzen Organs, indem ihre oft stark verdickten und fast immer ausgiebig cutinisirten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Aus- und Eintrittsöffnung für das Wasser stets gleich weit erhält. Das oft verbreiterte Fussstück endlich vermittelt den Anschluss an die benachbarte Epidermis und das darunter liegende Gewebe. Es ist deshalb sehr dünnwandig und häufig lässt sich beobachten, dass eine möglichst grosse Anzahl von subepidermalen Zellen den unmittelbaren Anschluss an diesen Theil des Organs zu gewinnen sucht.

Die Wasserausscheidung seitens der Hydathoden beginnt, sobald der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem, resp. der Blutungsdruck, bei gleichzeitig gehemmter oder verminderter Transpiration eine gewisse Höhe erreicht, sobald überhaupt ein Zustand höchster Turgescenz zu Stande kommt und die Gefahr der Injection des Durchlüftungsgewebes mit Wasser nahe gerückt ist. Die nunmehr erfolgende Wasserausscheidung ist aber kein blosser Filtrationsprocess, die Hydathoden stellen nicht etwa bloss die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes vor. Es findet vielmehr eine active Wasserauspressung statt, die Secretion ist an die Lebensthätigkeit drüsig gebauter Organe gekettet. Dafür spricht, abgesehen von dem anatomischen Bau und dem Plasmareichthum dieser Organe, vor Allem das Ergebniss der ausführlich mitgetheilten Vergiftungsversuche. Werden die Hydathoden durch Bepinseln mit Sublimatalkohol vergiftet, so unterbleibt bei Druckversuchen die Wasserausscheidung gänzlich, dafür tritt eine mehr oder minder reichliche Injection der Durchlüftungsräume des Blattes mit Wasser ein.«

Wie die Druckversuche mit Farbstofflösung bei den typischen Wasserspaltenapparaten unserer einheimischen Pflanzen gezeigt haben, färben sich hierbei nur das tracheale Leitungssystem und das Intercellularnetz des Epithems, lebend und ungefärbt bleiben die Epithemzellen selbst. Somit hat also die Farbstofflösung das Plasma der Epithemzellen nicht passirt. Wenn ein solches Verhalten nun auch für Farbstofflösung festgestellt ist, so könnte der Einwand gemacht werden, dass das Wasser einen anderen Weg in der Pflanze einschlüge; doch liegt für eine solche Annahme kein Grund vor. Im Gegentheil machen die Resultate, welche mit der Farbstofflösung erzielt wurden, es wahrscheinlich, dass das Wasser ganz denselben Weg nimmt. Es ist anatomisch ja auch leicht zu verstehen, dass

das Wasser aus den Tracheen an welche sich die mit Wasser gefüllten Intercellularen des Epithems anschliessen, durch dieses Intercellularsystem nach aussen geht, und es müsste als eine merkwürdige Complication angesehen werden, wenn das Wasser aus den Tracheen in die Epithemzellen selbst ginge und von diesen wieder in das Intercellularsystem des Epithems secernirt würde.

Die von Haberlandt eingeführten Vergiftungsversuche von aussen bei den typischen Wasserspaltenapparaten von *Primula*, *Fuchsia* etc. beweisen, dass die Epitheme dieser Pflanzen keine Drüsen sein können, da sowohl vor wie nach dem Vergiften die Ausscheidung in gleicher Weise stattfindet. Es hätte jegliche Wasserausscheidung aufhören müssen, wenn dieselbe thatsächlich durch den lebenden Protoplasten der Epithemzellen vermittelt worden wäre.

Nachdem ich in früheren Kapiteln gezeigt habe, dass die Primulaceen und die Rosaceen einen einander ganz ähnlichen Bau bezüglich ihrer Wasserspaltenapparate besitzen, und die Druckversuche mit Farbstofflösungen gleiche Resultate lieferten, musste es befremden, dass nach dem Vergiften von aussen bei den Rosaceen jegliche Ausscheidung nach aussen unterblieb. Im ersten Augenblick war ich geneigt, dem Epithem der Rosaceen eine ganz andere Bedeutung beizumessen, als dem von *Primula*, und mich der von Haberlandt für einige Tropenpflanzen geäusserten Ansicht anzuschliessen. Bei dem Arbeiten mit der zu den Moraceen gehörigen Liane *Conocephalus umbellatus* erzielte Haberlandt nämlich die gleichen Resultate, die mir die Rosaceen sowohl in anatomischer als auch in physiologischer Hinsicht lieferten. Somit ist es höchst wahrscheinlich, dass die Wasserapparate von *Conocephalus* und die der Rosaceen in eine Kategorie zu stellen sind.

Auf seine Vergiftungsversuche sich berufend, stellte Haberlandt folgende Behauptung auf: das Ergebniss der wiederholt durchgeführten Vergiftungsversuche lässt also keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die Epitheme der Hydathoden von *Conocephalus* in der That als Wasserdrüsen fungiren, dass sie das Wasser activ auspressen und nicht etwa zufolge ihres geringen Filtrationswiderstandes durchtreten lassen; denn diese letztere könnte durch das Absterben des Epithems nur verringert, unmöglich aber so beträchtlich erhöht werden, dass die Druckfiltration ganz unterbleibt. Dieser Schluss ist jedoch nicht logisch, denn es beweist das Ausbleiben der Wasserausscheidung nach dem Vergiften von aussen durchaus nicht, dass das Epithem vor dem Vergiften secretorisch gewirkt habe; es können ganz andere Momente als das Unthätigwerden der Protoplasten der Epithemzellen den Austritt in dem vergifteten Wasserapparate verhindern. Die Erklärung für das abweichende Verhalten der Rosaceen und wohl auch von *Conocephalus* ist darin zu suchen, dass die Scheide bei diesen Pflanzen sehr empfindlich ist und leicht zerreisst, sodass dann das aus den Tracheen austretende Wasser, wie es thatsächlich der Fall ist, nicht den Weg durch die Epitheme und die Wasserspalten nimmt, sondern in das Intercellularsystem des Mesophylls abfliesst. Uebrigens ist darauf aufmerksam zu machen, dass bei dem Vergiften des Epithems auch die Scheidenzellen absterben. Ich habe, um den Vorgang, der hier stattfindet, genauer zu characterisiren, untersucht, wie die Scheidenzellen und die Epithemzellen selbst durch das Vergiften verändert werden. Durch das Vergiften der Epitheme collabiren die Zellen dieses Gewebes, und die hier so engen Intercellularen, die im normalen Zustande dieses Gewebes durch den Turgor offen gehalten werden, verzerren, verengen und schliessen sich zum Theil ganz. Somit ist dem Wasser der Durchtritt durch das Intercellularsystem des vielzelligen Epithemgewebes sehr erschwert, ja wohl ganz verwehrt, und so nimmt dasselbe, ohne in das Epithem selbst einzutreten, aus den Tracheen seinen Weg durch die getödteten, nur aus einer Zellreihe bestehenden Scheidenzellen und die denselben anliegenden grossen

Intercellularen des Mesophylls, weil hier so gut wie kein Widerstand geboten wird. Es findet also in der That auch nach dem Vergiften Wasserausscheidung statt, nur nimmt dasselbe seinen Weg nach Innen. Die Annahme von Haberlandt, dass die Wasserspaltenapparate der tropischen Pflanzen von den Wasserspaltenapparaten der Pflanzen, welche dem gemässigten Klima angehören, verschieden seien, ist dadurch wohl auch widerlegt.

Auf der Ober- und Unterseite von *Phaseolus multiflorus* findet man Keulenhaare, die Haberlandt für die Wasser regulirenden Organe erklärte, obgleich er das Wasser nicht aus denselben austreten sah. Gegen diese Behauptung spricht erstens die Thatsache, dass die Wasserausscheidung beim Einstellen der Blätter in Wasser, beim Einpressen oder an der lebenden Pflanze nicht hauptsächlich da auftritt, wo die meisten Keulenhaare sitzen also nicht an den stärkeren Nerven, sondern auf der Blattspreite, über den Nervenendigungen. Zweitens sieht man bei mikroskopischer Untersuchung die Wassertropfen stets über Wasserspalten austreten. Drittens, beim Einpressen von Eosin-, Kupfersulfat-, Gerbsäurelösung werden die Keulenhaare intact gelassen. Es treten die Lösungen aus den gleich zu erwähnenden Wasserspalten aus. Viertens habe ich nachgewiesen, dass Wasserspaltenapparate vorhanden sind, die aus den von offenen Scheiden umgebenen Tracheidenenden und Wasserspalten bestehen. Dieselben scheiden auf beiden Seiten selbst relativ alter Blätter Wasser aus. Fünftens scheiden die Keulenhaare nur in der Jugend Wasser aus und zwar nur dann, wenn sie verschleimen, sie sind also sicher Schleimdrüsen, und zwar solche, welche nach dem Verschleimen absterben, indem sie sich zugleich dunkel färben und dann nicht mehr activ wirken können. Die Vergiftungsversuche liefern keine Resultate, welche für die Anschauung von Haberlandt sprechen. Sucht man die Schleimdrüsen zu vergiften, so vergiftet man auch die Schliesszellen der Wasserspalten und das angrenzende Gewebe. Es hört dann die Wasserausscheidung aus den Blattflächen nicht auf, weil die Trichome vergiftet sind, sondern weil sich die Wasserspalten schliessen und das Wasser sich in die Intercellularen des Blattes ergiesst. Aehnlich verhält es sich bei der Narkose.

Den Beweis für die Activität der Trichomgebilde von *Anamirta cocculus* führt Haberlandt (S. 504/9) in derselben Weise wie bei *Phaseolus multiflorus* und sehe ich mich auf Grund derselben Erwägungen wie bei *Phaseolus* genöthigt, auch diesen Gebilden die Fähigkeit der Wasserregulirung abzusprechen. Ganz unvereinbar damit, dass die Drüsen die Wasserregulirung besorgen sollen, ist noch besonders ihre Localisirung. Da auf beiden Blattseiten die Organe vorhanden sind, so müssten auch beide Blattseiten Wasser ausscheiden. Die Oberseite scheidet aber kein Wasser aus, sondern nur die Unterseite, welche allein Wasserspalten trägt. Die Function der Drüsen von *Anamirta cocculus* besteht wahrscheinlich in der Schleimabsonderung. Wie Haberlandt selbst angiebt, und ich bestätigen kann, ist ja die Spitze dieser Gebilde verschleimt. Wenn dieselben nach Haberlandt leicht Wasser resp. Farbstofflösungen von aussen aufnehmen können, so ist damit doch durchaus nicht bewiesen, dass dieselben Wasser abgeben. Damit ist es wohl als erwiesen zu betrachten, dass Drüsen, welche als Wasserapparate in unserem Sinne aufzufassen wären, bisher nicht bei den Angiospermen bekannt sind.

Ganz andere Verhältnisse zeigen die Wasserapparate der Farne. Da, wie ich sicher nachwies, von den Tracheidenenden nach aussen zu keine Intercellularen führen, so liegt

hier in der That ein Fall vor, bei dem das ausgeschiedene Wasser Zellen passirt, aus diesen also direct austritt. Es lag deshalb die Annahme nahe, dass wir hier eine wirkliche Wasserdrüse vor uns hätten. Aber auch für diese Pflanzen komme ich auf Grund meiner Erfahrungen zu dem Schlusse, dass hier die Wasserabgabe höchst wahrscheinlich nicht bewirkt wird durch die secretorische Thätigkeit der Zellen, sondern auch nur ein eigenartiger, passiver Filtrationsprocess ist. Denn, wenn nach dem Abtödten des Plasmas der Drüsenzellen durch Einpressen von Eosinlösung immer noch Wasser nach aussen abgegeben wird, so braucht es auch das Plasma nicht zu sein, welches durch seine drüsige Beschaffenheit das Wasser zwingt, auszutreten, denn würde das Wasser nur durch die Drüsenwirkung des lebenden Plasmas dieser Zellen abgegeben, so müsste die Ausscheidung aufhören, sobald das Plasma getödtet ist. Vielmehr kann man annehmen, dass bei den unter normalen Bedingungen lebenden Pflanzen das Wasser passiv durch das Plasma, resp. zwischen Plasma und Zellmembran hindurchgeht. Wenn nach der fixirten Plasmolyse immer noch Wasser nach aussen abgegeben wird, so geht auch aus diesem Versuche deutlich hervor, dass die epidermalen Zellen nicht als Drüsen zu fungiren brauchen, wenn Wasser aus den Zellen austritt. Wenn nach dem Vergiften von aussen die Secretionsstellen kein Wasser nach aussen abgeben, so darf diese Erscheinung nicht als Beweis für die Activität der epidermalen Zellen herangezogen werden, wie das Haberlandt thut. Diese Erscheinung erklärt sich einfach dadurch, dass sich beim Vergiften ein fester Plasmabeleg der Wandung auflagert. Dieser feste Plasmabeleg dürfte genügen, dem Wasser nunmehr den Durchtritt zu verwehren, welches dann durch die collabirten Scheidenzellen ins Mesophyll eindringt.

F.

Der Nutzen, welchen die Wasserapparate den Pflanzen bringen.

Ich vermeide, in Uebereinstimmung mit Herrn Prof. Meyer's Auseinandersetzungen, welche derselbe bei einer früheren Gelegenheit gemacht hat (Bot. Ztg. 1889 p. 373), den Ausdruck: »Bedeutung oder physiologische — oder biologische Bedeutung oder Zweck der Wasserapparate«, die nach Herrn Prof. Meyer's Ansicht nicht scharf seien, und in denen Fragen unter einander vermischt seien, die scharf aus einander gehalten werden müssten, wenn die biologische Forschung nicht in ganz unwissenschaftlichen Bahnen weiter arbeiten wolle. Diese von Herrn Prof. Meyer formulirten Fragen sind:

1. Welche specifische Erscheinung bewirkt das Vorhandensein der Wasserapparate an den Pflanzen?
2. Welchen Nutzen bringen diese Erscheinungen den Pflanzen heute?
3. Welche von diesen nützlichen Folgen des Vorhandenseins der Wasserapparate sind für jede Species die wichtigsten und bewirken deshalb die Erhaltung und Weiterausbildung der Apparate bei der jetzt erfolgenden natürlichen Auslese der betreffenden Individuen am energischsten?
4. Welche Factoren haben die Ausbildung der Wasserapparate früher veranlasst?

Auf die Frage 1 ist zu antworten: den Austritt von Tracheenflüssigkeit, welche schon bei Füllung der Tracheen ohne Ueberdruck beginnen kann, bei gesteigertem Druck jedoch

steigt. Die Frage 2 ist bisher dahin beantwortet worden, dass die Apparate dadurch nützen, dass sie einen Ueberdruck im Tracheensystem möglichst verhindern und so Infiltration des Luftsystemes mit Wasser nicht eintreten kann, welch' letztere die Assimilation beeinträchtigen würde. In der Litteratur finden wir darüber folgende Angaben: Haberlandt schreibt in seiner (Physiol. Pflanzenanatomie 1896 S. 421): »Die Hydathoden verhüten bei beträchtlicher Steigerung des Wurzel- und überhaupt des Blutungsdruckes die drohende Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser, welche zwar nicht direct schädlich zu sein scheint, die aber wegen Behinderung des Assimilationsgaswechsels die Ernährungsthätigkeit der Blätter herabsetzen würde. Die Hydathoden ermöglichen ferner, dass auch bei aufgehobener Transpiration eine ausgiebige Wasserströmung durch die Pflanze stattfinden kann, durch welche mineralische Nährstoffe mitgerissen werden, die in den Blättern zurückbleiben. Alles dies gilt hauptsächlich für junge Laubblätter, an denen die Hydathoden am reichlichsten secerniren.« Stahl ist dagegen der Meinung, dass die Wasserapparate den Pflanzen nicht durch Verhinderung der Infiltration der Lufträume nützen: er schreibt nämlich Folgendes (S. 88 9): »Wenn auch die hier vertretene Auffassung kaum auf Widerstand stossen dürfte, so verdient doch hier eine andere Frage Erörterung, ob nämlich der Begünstigung bei Pflanzen ohne Hydathoden nicht vor Allem die Aufgabe zukommt, während der Nacht die Infiltration der Intercellularräume zu verhindern oder doch zu erschweren. Infiltration der Lufträume des Assimilationsparenchyms tritt in der That sehr leicht ein, wenn derartige Pflanzen, bei feucht-warmem Boden, durch Bedeckung mit einer Glasglocke, gegen Transpiration möglichst geschützt werden. Ich konnte sie beobachten an jungen Blättern von *Trifolium hirsutum* etc. Eine directe Schädigung trat jedoch, abgesehen von der etwaigen vorübergehenden Beeinträchtigung der Assimilation, niemals ein, selbst wenn die Pflänzchen mehrere Tage im dampfgesättigten Raume verblieben. Auf die Verhinderung der Infiltration kann also bei Beurtheilung der Rolle der Schlafstellung kein Gewicht gelegt werden, um so mehr, als die Fähigkeit, flüssiges Wasser auszuscheiden, vielen Gewächsen mit nyctitropen Blättern zukommt und auch, wie wir gleich sehen werden, in der Ordnung der Leguminosen keineswegs überall vermisst wird.«

Dazu ist zu bemerken, dass es zweifellos ist, dass die Pflanzen einen Nutzen durch Verhinderung der Infiltration und die dadurch bewirkte Verhinderung der Störung der Assimilation erfährt. Ferner ist zu bemerken, dass unter Umständen eine krankhafte Veränderung oder ein Zerreissen der die Leitbündel umgebenden Gewebe, spec. auch der Scheidenzellen, wohl eintreten könnte, wenigstens lässt sich sonst nicht leicht die Infiltration der Intercellularen von beliebigen Stellen des Leitbündelsystemes im Blatte erklären.

In neuester Zeit ist der Zweck, der von Haberlandt zuerst in seinem oben angeführten Satze betont wurde, als besonders wichtig hervorgehoben worden. Nach Stahl liegt die Bedeutung der Ausscheidung tropfbar flüssigen Wassers darin, dass sie die die Nährsalze zuführende Transpiration zeitweise ersetzt. Es geht diese Annahme Stahl's aus folgenden Sätzen seiner Abhandlung hervor. Er sagt S. 88: »Während die Mehrzahl der einheimischen Krautgewächse nach feucht-warmen Nächten reichliche Tropfenausscheidung an den Blättern erkennen lässt, ist an denjenigen von vielen Papilionaceen nichts davon zu erblicken. Auch wenn der Boden mit warmem Wasser begossen wird und die Blätter mit einer Glasglocke bedeckt werden, findet keine an bestimmte Organe gebundene Wasserausscheidung statt. Diese Pflanzen haben also kein anderes Mittel, sich des aufgenommenen Wassers zu entledigen, als die Transpiration. Sie sind daher ein Nachtheil im Vergleich zu Gewächsen, die tropfbar flüssiges Wasser auszuscheiden vermögen und bei denen infolgedessen auch über Nacht, selbst bei unterdrückter Tran-

spiration, die Nährsalze mit sich führende Wasserströmung die Blätter durchzieht. Es kann daher auch nicht Wunder nehmen, wenn diesem Mangel durch anderweitige Einrichtungen nachgeholfen wird. Als solche haben wir die die Bethauung erschwerende Schlafstellung kennen gelernt, deren Erfolg sich besonders in den thaureichen Morgenstunden geltend macht. In gleichem Sinne wirksam ist die immer wieder herstellbare Flächenstellung senkrecht zum einfallenden Lichte, welche während des ganzen Tages durch Förderung der Transpiration, die Zufuhr von Nährsalzen zu den Blättern in eminentem Grade begünstigen muss.« Ferner sagt er (S. 89): »Die Fähigkeit der Ausscheidung tropfbar flüssigen Wassers setzt hier ein, um den mit dem Verluste der Variationsbewegung verbundenen Ausfall in der Transpirationsgrösse zu decken.« Die Beweise, welche in der Arbeit Stahl's für seine Ansichten enthalten sind, stützen sich auf die Sätze (S. 78): »Die Nachtstellung der Spreiten hat also zur Folge fehlende oder wenigstens geringere Bethauung der Blattspreiten, bedeutet also Schutz gegen Bethauung,« und ferner: Ich betrachte daher die Schlafstellung als eine Schutzvorrichtung gegen Thaubildung und zwar im Interesse der Transpiration, deren Aufgabe es ist, die Blätter mit den nöthigen Nährsalzen zu versorgen.« Seine Beweise sind also abhängig von der Anerkennung dieser Sätze, die an und für sich doch noch nicht zwingend bewiesen erscheinen. Im Besonderen führt er zwei Thatsachen an, welche als Beweise für seine Anschauungen von dem Nutzen der Wasserapparate gelten könnten. Einmal die Thatsache, dass nach ihm in feuchten, schattigen Gegenden Pflanzen wachsen mit guten Wasserapparaten, während an trockenen, gut belichteten Stellen häufig hydathodenlose Gewächse aufgefunden werden (S. 90). Dass den auf geringe Lichtintensität abgestimmten Pflanzen, welche an feuchten Orten wachsen, Wasserapparate zur Regulirung des Ueberdruckes mehr nützen, als solchen Pflanzen, welche an trockenen lichtreichen Standorten wachsen, ist wohl leicht verständlich und wir brauchen nicht mit Stahl (S. 90) anzunehmen, dass erstere deshalb gut ausgebildete Hydathoden besitzen, weil sie die Transpiration durch Wasserausscheidung ersetzen mussten. Zweitens sagt Stahl (S. 89): »Bei den einheimischen Papilionaceen sind mir bis jetzt Hydathoden bloss bei solchen Formen begegnet, deren Foliola im ausgebildeten Zustande fixe Lichtlage einnehmen. Es sind dies ausser *Vicia sepium* sämmtliche untersuchte Species der Gattung *Lathyrus*. Bei allen diesen Pflanzen vermisst man Variationsbewegung und mithin Schlafstellung der Blätter. Sie vermögen also weder durch Schlafstellung sich gegen Bethauung zu bewahren, noch durch wechselnde Stellung der Fiedern den Lichtgenuss in so feiner Weise zu reguliren, wie die übrigen Papilionaceen. Bei der so grossen Verbreitung der Variationsbewegung innerhalb der ganzen Leguminosen kann wohl kaum bezweifelt werden, dass unsere Pflanzen von Arten mit Variationsbewegung abstammen, dieser Eigenschaft aber, bei gleichzeitiger Anpassung an eine besondere Lebensweise, verlustig geworden sind. Allen gemeinsam ist nämlich die Befestigung der Blätter vermittelst reizbarer Wickelranken, eine Einrichtung, die trotz beibehaltener freier Beweglichkeit der Fiedern, diesen letzteren beim Aufsuchen der günstigen Lichtlage in hohem Grade hinderlich sein würde. Ferner ist zu bedenken, dass an den meist halbschattigen Standorten, an den Rändern vom Gebüsch, das dominirende Licht meist in unveränderlicher Richtung auf die Kletterpflanzen einfällt und also auch aus diesem Grunde eine variable Lichtlage nur geringen Vortheil bieten würde. Die Fähigkeit der Ausscheidung tropfbar flüssigen Wassers setzt hier ein, um den mit dem Verlust der Variationsbewegung verbundenen Ausfall in der Transpirationsgrösse zu decken. Variationsvermögen und Hydathoden treten also hier als vicariirende Einrichtungen auf und liefern eine weitere indirecte Bestätigung unserer Ansicht über die

physiologische Bedeutung der Variationsbewegung der Laubblätter. Stahl meint also daraus schliessen zu können, dass diejenigen Papilionaceen, welche durch Variationsbewegungen ihre Transpirationsgrösse nicht verstärken können, Wasserapparate zum Ersatz dafür besässen. Dagegen ist einzuwenden, dass meine Untersuchungen über die *Lathyrus*arten nicht mit den Angaben von Stahl übereinstimmen; ich konnte bei denselben keine Wasserausscheidung bemerken. Es bleibt also nur *Vicia sepium* als Beweismittel für diese Anschauung übrig, dem aber *Phaseolus multiflorus*, welches Wasserapparate und Variationsbewegung hat, gegenübersteht. Wir können also danach behaupten, dass diese Hypothese von Stahl, dass nämlich die Wasserausscheidung durch die Wasserapparate den Zweck habe, die den Blättern Nährsalze zuführende Transpiration zu ersetzen, nicht als bewiesen gelten kann. Auf die weiteren Speculationen, welche Stahl (S. 102) auf diese noch unbewiesene Hypothese gründet, will ich nicht eingehen. An und für sich ist allerdings die Möglichkeit nicht zu leugnen, dass die Zufuhr von Nährstoffen nach den Blättern welche durch Wasserausscheidung ermöglicht wird, von Nutzen sein könnte.

Ausser Stahl haben ferner Göbel und Haberlandt in neuester Zeit in gleichzeitig erschienenen Arbeiten die ähnliche Anschauung über die biologische Bedeutung der Wasserapparate für *Lathraea squamaria* ausgesprochen. Haberlandt hält von den beiden Drüsenformen von *Lathraea squamaria* die Köpfchendrüsen für Organe, welche den Hydathoden von *Phaseolus* gleichwerthig sind, also Wasser activ ausscheiden. Beide Formen von Drüsen stehen in Verbindung mit der angeblich dicht schliessenden Epidermis und dem unter dieser befindlichen Intercellularsystem, welches direct von den an die Intercellularen grenzenden Tracheen mit Wasser gefüllt wird. Den Beweis für die Ausscheidung durch die Köpfchendrüsen findet Haberlandt nur darin, dass beim Einpressen von Methylenblau in die Axen die Köpfchenhaare Lebendfärbung zeigen, die Schilddrüsen dagegen nicht. Selbstverständlich ist das kein Beweis dafür, dass der wirklich eintretende Wasseraustritt durch diese Organe erfolgt; erwiesen ist dadurch nur, dass ein Wassereintritt in diese Organe statt hat und dieses wird auch wohl ohne weiteres für die Schilddrüsen und Epidermiszellen anzunehmen sein. Danach ist also, wie Haberlandt (S. 516) selbst zugiebt, die Wasserausscheidung der Köpfchendrüsen keineswegs erwiesen. Sicher ist es aber, dass Wasser aus den Tracheen durch die Intercellularen und die Epidermis, welche in der Höhlung Wasserspalten nicht enthält, bei Druckversuchen in die Höhle eintritt. Ich habe mich davon selbst überzeugt. Ob irgend welche Risse oder Perforationen der Epidermis oder der Schilddrüse dabei mitwirken, oder ob das Wasser direct durch die Epidermiszellen ausgeschieden wird, habe ich nicht untersucht. Ueber die Bedeutung der Wasserausscheidung bei *Lathraea squamaria* sagt Haberlandt (1897 S. 518): »Es liegt bei dem relativ hohen Blutungsdruck, wie er im Frühjahr in den Wirthswurzeln herrscht, die Gefahr der Injection der Durchlüftungsräume des Parasiten mit Wasser vor, der durch die zahlreichen Hydathoden der Rhizomschuppen wirksam begegnet wird. Mit dieser schützenden Rolle ist aber meines Erachtens die Bedeutung der Hydathoden für unsere Pflanze noch nicht erschöpft.« Ferner sagt er S. 519: »Wenn man bedenkt, dass der Blutungssaft der Mehrzahl unserer Laubbäume besonders im Frühjahre einen verhältnissmässig bedeutenden Zuckergehalt aufweist, und wenn man ferner die rapide Entwickelung der Inflorescenzsprosse der *Lathraea* in eben derselben Jahreszeit, sowie die Füllung der Rhizomschuppen mit grossen Stärkemengen in Betracht zieht, so lässt sich die Annahme nicht von der Hand weisen, dass die Hydathoden in den Höhlen der Rhizomschuppen die Aufgabe haben, durch kräftige Wasserausscheidung reichliche Mengen von zuckerhaltigem Blutungssafte aus den Wirthswurzeln in die Organe des Parasiten, vor allem in die Rhizomschuppen selbst, ein-

strömen zu lassen, infolgedessen der Parasit viel rascher, als es sonst möglich wäre, in den Besitz von grösseren Mengen plastischen Baumaterials gelangt. Eine physiologische Einrichtung, welche im Frühjahr den raschen Transport plastischen Baumaterials in die sich entfaltenden Laub- und Blütensprosse unserer Holzgewächse ermöglicht, wird so von der *Lathraea* für ihre eigenen Ernährungszwecke ausgebeutet. Eine experimentelle Prüfung der hier vorgetragenen Ansicht über die ernährungsphysiologische Bedeutung der Hydathoden in den Rhizomschuppen von *Lathraea* habe ich nicht angestellt, da eine solche Ausdehnung der Untersuchung nicht im Plane dieser kleinen Arbeit lag.«

Zu derselben Zeit arbeitete Göbel unabhängig von Haberlandt über die physiologische Bedeutung der Blatthöhlen von *Tozzia* und *Lathraea*. Er hält im Gegensatz zu Haberlandt die Schilddrüsen für die Wasser absondernden Organe, während er die Köpfchendrüsen für Secretdrüsen hält. Die Wasserausscheidung der Drüsen spielt nach Göbel bei den Rhinanthaceen im Haushalte dieser Pflanzen dieselbe Rolle, wie die Transpiration bei den Laubblättern. Ueber *Lathraea* schreibt er (S. 452) folgendes: »Grade aber, weil *Lathraea* transpirirende Laubblätter nicht besitzt, wird bei dieser Pflanze die Nothwendigkeit der Wasserabgabe eintreten; denn wie die anatomische Beschaffenheit der Haustorien schliessen lässt, entnimmt *Lathraea* der Wirthspflanze nicht nur »verarbeitete«, d. h. direct als Baustoffe verwendete Materialien, sondern auch Rohstoffe aus den Gefässbahnen. Für die Entnahme der letzteren aber wird die Wasserausscheidung in den Schuppenblättern dieselbe Rolle spielen, wie sonst die Transpiration in den Laubblättern für die Wasseraufnahme aus dem Boden, es entsteht eine Art Transpirationsstrom.«

Auf die zweite Frage, welchen Nutzen bringen die Wasserapparate heute den sie besitzenden Pflanzen, wäre also zu antworten: Es ist wahrscheinlich, dass sie die Schädigungen verhindern oder mildern, welche durch einen Ueberdruck im Tracheensystem entstehen könnten. Dass sie ferner für die Zufuhr von mineralischen und organischen Nährstoffen eine Rolle spielen, indem sie eine Strömung der Nährlösung durch das Tracheensystem bei ausbleibender Transpiration gestatten. Bezüglich der dritten Frage, über den relativen Grad des Nutzens dieser wahrscheinlichen Momente, lässt sich bis jetzt wenig sagen. Ich habe, um wenigstens einigermaassen einen Einblick in die Bedeutung des durch die Wasserapparate bewirkten Nährflüssigkeitsstromes zu gewinnen, nach einigen Vorversuchen einen mit aller Vorsicht ausgeführten Versuch angestellt, was der Blutungsstrom im Verhältniss zu dem Transpirationsstrom zu leisten vermag, den ich in Folgendem beschreiben will.

Ein Sprosssystem von *Sanguisorba dodecandoria* wurde in den einen Schenkel eines V-förmig gebogenen, mit Wasser gefüllten Rohres eingeschlossen, dessen anderer Schenkel eine in Zwanzigstel cbcm getheilte Scala besass. Der angewandte Quecksilberdruck betrug 15 cm, die Temperatur 15—18° und der relative Wassergehalt der Luft 65—72%. Der Spross wurde nunmehr in einen trichterförmigen, beiderseits offenen Cylinder gebracht, welcher unten mit einem durchbohrten Stopfen verschlossen und oben mit einer Glasplatte bedeckt wurde. Die Wandungen dieses Gefässes waren mit feuchtem Fliesspapier ausgelegt. Nachdem sich an den Blattzähnen Wassertropfen ausgeschieden hatten, entfernte ich dieselben und liess den eigentlichen Versuch Morgens 10 Uhr beginnen. Es zeigte sich bei dem Ablesen der Scala, dass nach 24 Stunden 0,415 g Wasser gleichzeitig durch Transpiration und Blutung verbraucht waren. Die Menge des durch die Wasserspalte ausgeschiedenen Wassers wurde in der Weise festgestellt, dass das austropfende Wasser mit in einem Waggläschen gewogenen Fliesspapier abgehoben und die Wassermenge dann durch die Wiederwägung des das feuchte Papier enthaltenden Gläschens bestimmt wurde. Die an den Blattzähnen ausgeschiedene Wassermenge betrug 0,123 g, also waren trotz der schlechten Transpirationsbedingungen doch noch 0,292 g durch

Transpiration abgegeben, also fast noch $2^1/_2\%$ so viel als durch die Blutung. Die absolute Grösse der absondernden Blattflächen wurde in der Weise bestimmt, dass ich die einzelnen Fiederblättchen auf lichtempfindliches Papier brachte und dieses beleuchtete. Das Gewicht der fixirten und sauber ausgeschnittenen Bilder betrug 0,722 g, 5 □cm desselben Papieres wogen 0,074 g, folglich betrug die Grösse der Fläche 49 □cm. Durch frühere Versuche hatte ich festgestellt, dass bei guten Transpirationsbedingungen an der Luft ungefähr sechs mal so viel Wasser abgegeben wurde, als unter der feuchten Glocke durch Transpiration und Blutung zusammen.

Es geht also aus diesem Versuche hervor, dass die Wasserspaltenapparate bei den wohl mit am reichlichsten Wasser ausscheidenden Rosaceen doch nur den fünfzehnten Theil von dem zu leisten vermögen, was die Transpiration zu fördern vermag. Und da sich das Verhältniss bei anderen Pflanzen kaum halb so hoch für die Wasserspaltenleistung stellen wird, so ist es einigermaassen zweifelhaft, ob diese Leistung bei der Weiterzüchtung der Wasserapparate von besonderer Bedeutung sein könnte.

Diese Abhandlung ist mit den Tafeln in der Botanischen Zeitung 1898, Heft 3, 4 erschienen.

Es sei mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Arthur Meyer, für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die Unterstützung bei Ausführung derselben meinen aufrichtigsten Dank aussprechen zu dürfen.

Botanisches Institut der Universität Marburg, August 1897.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. I. *Fuchsia globosa.*

a. Fertig ausgebildete, spiralig verdickte Tracheidenenden und eben angelegte, noch unverdickte Tracheidenenden. Vergr. 580fach.

b. Wasserhöhle im Längsschnitt. Vergr. 580fach.

c. Wasserspalte. Vergr. 580fach.

d. Luftspalte. Vergr. 580fach.

e. Querschnitt des Epithems. Vergr. 820fach.

Fig. II. *Primula sinensis.*

a. Längsschnitt durch das Epithem. Vergr. 580fach.

b. Querschnitt durch das Epithem. Vergr. 820fach.

c. Wasserspalte. Vergr. 580fach.

d. Luftspalte. Vergr. 580fach.

e. Gefässbündelverlauf in den Blattzähnen und der näheren Umgebung derselben. Vergr. $7^1/_2$fach.

Fig. III. *a—c Lobelia syphilitica*; *d—f Podophyllum.*

a. Ausscheidungsstellen mit den durch Punkte angedeuteten Wasserspalten. Vergr. $7^1/_2$fach.

b. Epidermiszellen auf der Oberseite des Wasserspaltenapparates. Vergr. 580fach.

c. Epidermiszellen auf der Unterseite. Vergr. 580fach.

d. Gefässbündelverlauf im Blattzahn. Vergr. $7^1/_2$fach.

e. Epidermiszellen auf der Oberseite des Blattzahnes. Vergr. 580fach.

f. Epidermiszellen auf der Unterseite. Vergr. 580fach.

Fig. IV. *Sanguisorba dodecandria.*

a. Querschnitt des Epithems. Vergr. 590fach.

b. Ein Stück des längs durchschnittenen Epithems. Vergr. 820fach.

Fig. V. *Phaseolus multiflorus.*

a. Querschnitt durch die Wasserspalte und Wasserhöhle. Gefässbündel mit geöffneter Scheide. Vergr. 820fach.

b. Gefässbündelverlauf in der Blattlamina und die Art und Weise der Anordnung der Wasserspalten. Vergr. 130fach.

Fig. VI. *Anamirta Cocculus.*

a. Schleimdrüse. Vergr. 820fach.

b. Hydathode nach Haberlandt II, 1894, S. 540.

Fig. VII. *Orchis maculata.*

a. Querschnitt durch die Wasserspalte und Wasserhöhle. Das durchschnittene Gefässbündel mit geöffneter Scheide. Vergr. 820fach.

b. Trachee eines Randbündels mit festschliessender Scheide. Vergr. 580fach.

c. Tracheen eines Randbündels mit geöffneter Scheide. Vergr. 580fach.

d. Gefässbündelverlauf an der Spitze eines jungen, ausgewachsenen Blattes. Vergr. $7^1/_2$fach.

Fig. VIII. *Tropaeolum majus.*

a. Gefässbündelverlauf in der Nähe der Wasserspalten. Vergr. 50fach.

b. Tracheenstrang mit fest geschlossener Scheide. Vergr. 580fach.

c. Tracheen, welche mit ihrer Scheide in den Zwickeln Intercellularen bilden. Vergr. 580fach.

d. Tracheenendigungen mit einer Scheide, welche nach allen Seiten gebuchtet ist. Vergr. 580fach

Fig. IX. *Polypodium aureum.*

a. Gefässbündelverlauf am Blattrande. Vergr. $7^1/_2$fach.

b. Gefässbündelverlauf in der Blattfläche. Vergr. $7^1/_2$fach.

c. Gewöhnliche Epidermiszellen. Vergr. 580fach.

d. Epidermiszellen oberhalb der Secretionsstellen. Vergr. 580fach.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.